SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ACTA BOTANICA FENNICA

42—44

HELSINGFORSIAE 1948—1949

ACTA BOTANICA FENNICA 42
EDIDIT
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

THE SCOTCH PINE

IN NORTHERNMOST FINLAND AND ITS DEPENDENCE ON THE CLIMATE IN THE LAST DECADES

BY

I. HUSTICH

WITH 7 PLATES

HELSINGFORSIAE 1948

PRINTED BY TILGMANN. HELSINGFORS 1948

Contents.

Page
Preface 4
Introduction 5
I. The composition of the forest at the polar forest-limit in northern Europe 11
II. The reproduction of the Scotch pine at the polar forest-limit in general 16
III. The lability of the forest-limit 20
IV. The forests in Utsjoki in northernmost Finland 26
V. The annual variations in shoot and needle length of the pine at the forest-limit 28
VI. The radial growth of the pine at the forest-limit 32
VII. The flowering of the pine at the forest-limit 51
VIII. The regeneration of the pine at the forest-limit 56
IX. The correlation between the flowering, the fruit formation and the vegetative growth of the pine at the forest-limit 64
Literature 72

Preface.

The great annual variations in the growth phenomena of the Scotch Pine in Utsjoki-Lapland in northernmost Finland is the main subject of this paper. At the periphery of the forest, at the timber-line, the trees react closely to the smallest changes in the climate.

The material was collected during July-August 1939, in July 1940, in April 1941 and in June—July 1945.

The author would like to express his gratitude to the following persons, who have helped him in some way or other during this work: Dr. G. ELFVING, Prof. O. HEIKINHEIMO, Forest officer A. HIILIVIRTA, Prof. Y. ILVESSALO, Prof. V. KUJALA, Mr. N. PETTERSSON and Miss KATRI SALMELA. He also expresses his deep gratitude to the people in the wilderness in Enare and Utsjoki, who always showed him kindness.

Helsingfors, in November 1946.

I. Hustich

Introduction.

A clear distinction is usually made between the expressions *tree-limit* and *forest-limit*. At the tree-limit the forest-producing species appears as an individual of tree-size. The expression tree-size is, however, somewhat unclear and dependent on the region under consideration. Thus Central-European authors consider 5 meters the minimum height for a tree, whereas Fennoscandian scientists are content with 2 m (Heikinheimo 1921).

Between the forest-limit and the open expanse in question (the steppe, the desert, the mountains, the arctic coast etc.) there is a *transition zone*, limited by the forest-limit and the limit for the particular tree species. In this transition zone may occur, besides solitary scattered individuals, also clumps and »islands» of a tree species (or group of tree species), sometimes other than the species forming the forest-limit proper. This transition zone may be of a great extent, it may have a width of several miles, especially in northern Russia and Canada. Where the forest-limit is natural (see below), it is also rather distinct and there the transition zone may be marked by such special plant communities as the *Krummholzregion* in the Central-European mountains, the *Ljesotundra* (forest tundra) in northern Russia or the spruce brush on the Labrador coast.

Purely descriptively we may distinguish between 1. the *horizontal* forest-limit against the open expanse, for instance, the polar forest-limit, and 2. the *vertical* forest-limit in alps and mountains.

In the foregoing the term forest-limit has to a certain extent been employed as a term of »regional geography», denoting the limit between closed continous forests and open expanses. No regard has been paid to the possible influence of man on the forest-limit. There is reason to distinguish between:

a. *the original forest-limit* and

b. *the forest-limit influenced by man.*

An original forest-limit mostly indicates a climax in development, even if such a climax or »natural» forest-limit does not itself indicate anything unchangeable, either in time or space (see below).

It is difficult to decide when a forest-limit is original. The author has had the opportunity of seeing forest-limits in large areas of northern Fennoscandia, in the Carpathians, in the Alps, in the Algerian desert and on the eastern coast of Labrador but he has seldom been convinced that the forest-limit in these places was primary, i. e. not influenced by man. One has, especially in Europe, in most cases to take into consideration the influence of man and cattle in mountain regions.

The nomadic or permanent Lapp and colonist settlements in the forest-limit region in northern Europe are, above all, of importance for the situation of the forest nowadays at the polar limit. It is difficult to make exact calculations of the human influence on the forests in the north. If we count with an annual growth of 0,3—0,4 m^3 per hectare in the forest in the north (cf. Ilvessalo 1942) and consider that the forest-limit of Finnish Lapland is about 800 km long, this means an annual growth of about 3.000 m^3 within a zone of 100 meters width along the whole of this forest-limit. A colonist in Finnish Lapland uses 50—75 m^3 of wood a year (cf. Heikinheimo 1921). It will easily be understood what a normal consumption of fuel wood alone means at the forest-limit itself — there are about 150 Lappish and Finnish settlers in Finnish Lapland. Should these figures give, even only approximately, the annual consumption of fuel wood, or about 10.000 m^3, this consumption, spread equally over the whole zone of the forest-limit, would equal the annual growth within a zone of about 300 m width. According to Eide 1932 the annual growth of the state forests in northern Norway, between 68°30′ and 71°10′ northern latitude, is in Alten 0,2 m^3 per hectare, in Porsanger 0,11 m^3, in Karasjok 0,17 m^3 and in the Pasvik valley 0,18 m^3 per hectare, i.e. rather low values which further support the above statement. Cf. also VE 1940.

The above figures are quite approximate, but they still show the extensive influence of man on the forest-limit also in areas, where the population is sparse. For centuries the wood consumption has exceeded the growth increment within a wide zone of the forest-limit. Renvall (1919) gives a detailed description of the influence of »civilization» (the lumber and fuel wood consumption, the timber smuggling to the Atlantic coast from the forest farther inland etc.). The »region of the solitary pines» of the Finnish forest maps, is probably to a great extent a result of the influence of man. The isolated forests in the Norwegian fjords (Alten, Porsanger) are probably remnants of an earlier more continous forest in the far North.

The influence of man on the forest-limit can be noticed also in the vast areas in northern Russia. Thus Pohle (1917) describes the annual migrations of the Samoyeds from the periphery of the forest region to the Arctic coast and the resulting damage to the forests. Regel (1940) describes the timber-cutting in the combat zone between the forest and the barren »tundra» on the Kola Peninsula, resulting in the large »secondary» birch forests there.

RODIN (1934) makes very categorical statements on the forests in as primitive areas as the Dsoungarian Altai mountains, where the forest was threatened by the cattle and damage done by man. Dr Nicholas POLUNIN, who in August 1946 returned from a trip to Ungava Bay in northernmost Labrador told me about the extensive attacks on the forest-limit there. These examples can easily be multiplied from forestry and plant-geographical literature.

The influence of man in the forest-limit areas should not, however, be viewed too directly. *Man is often only a releasing factor in a labile climatic situation.* Where the seed-trees are cut this influence is indirect, effecting negative changes in the growing places. In some cases, especially in those parts of the periphery of the forest-region where culture might previously have caused a removal of the forest-limit farther away from the eventual climatic limit, the cutting of older, perhaps not reproductive trees may only have positive effects (see EIDE 1932); by such cuttings, carried out under the control of foresters, temporary impoverishment of the soil is prevented.

Timber-cutting by man and the feeding of cattle and reindeer (different opinions about the negative effects of reindeer on the forests in the North have, however, been expressed) are supplemented by *forest fires*, of which up to 90 % are caused by man in some areas. The effects of fire are devastating everywhere but especially in the periphery of the forest-region, where the layer of humus is thin, the roots of the trees mostly flat surface roots and regeneration poor (see DAVIES' statements of some 100 years ago about the devastating effects of the fire in the forests of Labrador, cf. LOW 1899),

Where a natural (climax) forest-limit exists, it may be attributable either to *edaphic* or to *climatic factors*. A forest-limit caused by edaphic factor is practically a local phenomenon only, cf. HEIKINHEIMO 1921, HUSTICH 1937. Flat areas are less suited for forests in the periphery of the forest region than a broken area with changing topography, a fact which every traveller in the far North has noticed. The northern plains of Russia and Canada are themselves an impediment to the growth of forests because flat plains mean unfavourable drainage. On such soil the frost in the ground lies nearer the surface.

It is of theoretical interest only to consider when a certain forest-limit is dependent on climate in general, and when more immediately on the local climate or on edaphic factors acting in conjunction with the latter. The definition of TENGVALL (1920, p. 291) of the climatic forest-limit is the following: »Die Waldgrenze —, die mit dem in der betreffenden Gegend herrschenden Klima in vollem Gleichgewicht steht, ohne dass sie durch ökologische oder andere, nichtklimatische Faktoren beeinflusst wird.» But, when is the forest-limit in »vollem Gleichgewicht» with the climate in the same region?

To make a more detailed statement of the causal connection between forest-limit and climate, forest-scientists use different methods. The most common method in this connection is to mark on the map the distribution of a certain climatic indicator compared with the forest-limit. Through interpolation, which is sometimes carried too far, a climatic indicator can be produced which seems to coincide completely with the forest-limit. When it is a question of the polar forest-limit, the July-isotherm has usually been applied; as we know, the July-isotherm 10° C coincides, on the whole, with the continental polar forest-limit, while maritime regions are characterized by forest-limits at which the July-temperature is somewhat higher than in continental districts. In combining large areas, such methods may be justified.

There is hardly any objection to the statement by BROCKMANN-JEROSCH (1919), phrased in fairly general terms, that the course of the forest-limit is not dictated by only one climatic factor but by the general character of the climate, cf., however, KÖPPEN 1919. The work of BROCKMANN-JEROSCH was, on the other hand, a natural reaction against the mania of earlier authors to parallellize plant-limits and isotherms. MIKULA (1911, cf. TENGVALL 1920) proved that the temperature in the middle of the day during the vegetation period is, on the whole, the same everywhere at the forest-limit in the Alps. TENGWALL (1920) has worked along the same line when on the basis of observations in Swedish Lapland he established that the length of the vegetation period, as far as the birch is concerned, is the same in all parts of the limit of this species. Distinction should be made between the temperature of the air and that of the growing place proper of the species (FRÖDIN 1916). Especially in mountainous districts varying topography causes very varying conditions.

For the often discussed problem of the influence of the »Masserhebung» (the forest-limit reaches higher altitudes in larger mountains than in lower and smaller mountain regions) see LJUNGNER 1944.

From the works of MIKULA, BROCKMANN-JEROSCH and others one passes logically to the researches of ENQUIST on the climatic »constants» of the tree-limit (1933). It is not the climatic indicator itself but its permanency, its duration, that now assumes greater prominence. ENQUIST utilises values of duration of maximum temperatures, which »constants» are frequency numbers rather than anything else, according to LANGLET (1935). ENQUIST obtains a »constant» of 26 days of a maximum temperature of 17° C for the Scotch pine at its limit. The values for birch and spruce are 26 days with a maximum temperature of 14° C and 65 days with a maximum temperature of $12{,}_5$° C respectively. ENQUIST has thus illustrated the climatic conditions at the forest-limit. But his interesting method naturally does not throw any light upon the actual cause of the course of the forest-limit. His graphically defined points must not be regarded as »climatic constants». The correlation between the earlier commonly used mean temperatures and the maximum temperatures is almost complete, according to LANGLET (1935).

On the basis of available reports from the few meteorological stations at the forest-limit in Finnish Lapland, KERÄNEN (1931) has endeavoured to find out the temperature requirements of some tree species. Thus, the annual mean temperature at the northern limit of the pine is —2,5° C, the mean temperature of the vegetation period (June—September) 8,3° C and the July mean temperature 12° C. Cf. also LUNELUND 1943.

The fact that more intense study of, for instance, the Scotch pine reveals that in the north it reacts extremely closely to small changes in temperature from year to year, furnishes a motive for considering the limit of pine in the Arctic as being attributable to temperature (in places where no direct influence of man can be noted). The tree growth nearer the steppe or the desert is more dependent on precipitation, cf. observations i. a. by ANTEVS 1938, WALTER 1936, SCHULMAN 1942. Re the interesting »barren grounds» in the southwestern part of the Canadian Arctic, PORSILD, however, writes (1937, p. 134): »The southern boundary of the Arctic zone was formerly taken to be the northern limit of trees and it was thought that this roughly coincided with the course of the 50° F isotherm for the warmest month of the year. Recent discoveries, however, have shown that at least in Canada large parts of the »barren grounds» are treeless not because of an inadequate summer temperature, but more likely because of insufficient precipitation during summer coupled with extreme dryness of the air during winter, and that they really should be classified as true prairies or steppe, and, therefore, strictly speaking, should not be included in the Arctic zone». Re the correlation between temperature and radial growth and between precipitation and radial growth of the Scotch pine in Utsjoki, see below p. 45.

The protection given by the *snow*, especially at the polar forest-limit, whether it is horizontal or vertical, is of importance for the young plants. But there is no real difference between, for instance, southern and northern Finland in the temperature under the snow cover. According to the author's observations the temperature under the snow surface is fairly high, reaching also on cold days in Lapland at about 30 centimeters depth 0— —2° C (HUSTICH 1940 a).

Many scientists are of the opinion (SOMMER 1896, cf. REGEL 1940 and TANFILJEV 1911) that the polar forest-limit runs where the *frost in the ground* melts in the summer. It must be remembered, however, that the Sibirian *taiga* in some places covers districts with eternal frost, the roots of the trees lying flat over the permanently frozen ground. In the region around Hudson

Bay (James Bay), according to statements made by lumber men, the ice, about one feet under the surface, never melts in the swamps covered with scarce tamarack and black spruce. Polunin (1937) made in Greenland an interesting observation: the birch was able to absorb water from layers under the frozen ground which in those parts of Greenland where birch occurs can be of a depth of 50—85 cm. Cf. also Blüthgen 1942.

A certain connection between the forest-limit and the morphology of the surface (caused in part by climatic factors) deserves to be mentioned here. From subarctic regions come descriptions of »Hügelmoore», i.e. bogs with high turf-craters or earth mounds, which have arisen through freezing and thawing processes, cf. Kihlman 1890, Fries 1913, Tanfiljev 1911, Auer 1927, Porsild 1938, Hustich 1939. This girdle of »Hügelmoore» seems to a certain extent to indicate the southern limit of the barren ground and it forms a transition zone between bogs in the high Arctic and bogs in the boreal forest.

The *wind* is a factor which many scientists consider directly responsible for the course of the forest-limit. The wind is, however, a climatic factor which in the polar regions is hard to distinguish from the low temperature. Besides, the wind causes local changes in the temperature and in the precipitation conditions. In other words the different climatic factors mingle to such an extent that it is often difficult to single out one special factor as responsible for the course of the forest-limit.

The purely mechanical force of the wind, however, is a factor of importance at the forest-limit, as is also the drying up caused by a constant wind (Kihlman 1890). Both the mechanical and physiological effects of the wind itself have been described by several authors, especially with regard to the shape of the trees at the forest-limit. To the statements made by Kihlman and others the following observation from the Canadian Arctic by Porsild (1929) should be added as a complement from other parts of the polar forest-limit regions:

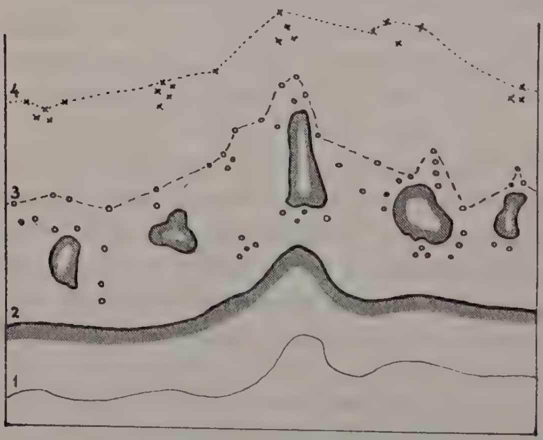


Diagram 1. A Diagram of the forest-limit. 1 = the »generative» forest-limit. 2 = the vegetative forest-limit. 3 = the tree-limit. 4 = scattered seedlings or remnants of earlier forest.

»The fact is everywhere apparent that in this country (Great Bear Lake) the cold and dry northeast wind determines the extent of tree growth. Where there is shelter from this wind a fair and sometimes even astonishing growth is found.»

The effect of the wind in forest-limit regions is increased through the fact that the trees, especially at the polar forest-limit, generally have flat surface roots. The presence of »ortstein» or a permanently frozen soil contributes to this. (This applies particularly to the pine in Lapland.) The mechanical force of the wind influences the forest-limit partly by directly felling the trees. According to LAKARI (see RENVALL 1919) the percentage of trees *felled by storms* in northern Enare in Finnish Lapland was 3,9, while RENVALL himself gives considerably higher values for Utsjoki forests, viz. 9 %.

As the effect of the wind is greater in a thin forest, cutting of trees by man also in this respect indirectly causes great damage to the forests at the forest-limit zone.

The author has tried to give above a general summary of the edaphic and climatic factors which affect the forest-limit. In spite of the sketchy character of the description it shows how intimately the different factors intermingle and how little the problem of the forest-limit can be dealt with against the background of the intensity of one specific factor only. See Diagr. 1.

I. The composition of the forest at the polar forest-limit in northern Europe.

The composition of the forest at the North-European forest-limit (timberline) has been dealt with by several authors. In the following a short summary of their work will be given as a background for a more detailed exposition of the northern limit of the Scotch pine in Utsjoki in Finnish Lapland. The author very much regrets that he has not had the opportunity to consult all the literature concerning the subject (especially Russian literature).

The Scotch pine (*Pinus silvestris* L.) forms the forest-limit over almost the whole of Norway, Sweden and Finland. In the easternmost part of Petsamo, at the former Russian boundary, the Norway spruce (*Picea excelsa* L.) takes the place of the pine at the polar boundary of the forests. Map 1 (ENQUIST 1933) shows the tree-limits of pine, spruce and birch in northern Fennoscandia, Map 2 (HEIKINHEIMO, 1921) shows the forest-limits.

The relation between the pine and spruce in Fennoscandia has been frequently discussed by plant-geographers. KIHLMAN (1890) and FRIES (1913) assert that the Scotch pine dominates owing to the difficulty for the spruce to force its way into areas devastated by fire (compare the Jack pine in eastern Canada) and to lichen moors. The existence of spruce forests on lichen moors in northernmost Sweden (FRIES l.c.), northern Finland (HEIKINHEIMO 1920), northern Russia (SAMBUK 1930) and in northern Canada (RAUP 1946, HUSTICH 1939) should, however, be mentioned in this connection. ENQUIST (1933) points out that the western limit of the Norway spruce is a »normal» climatic forest-limit (the spruce does not reach the Norwegian west coast north of the polar circle).

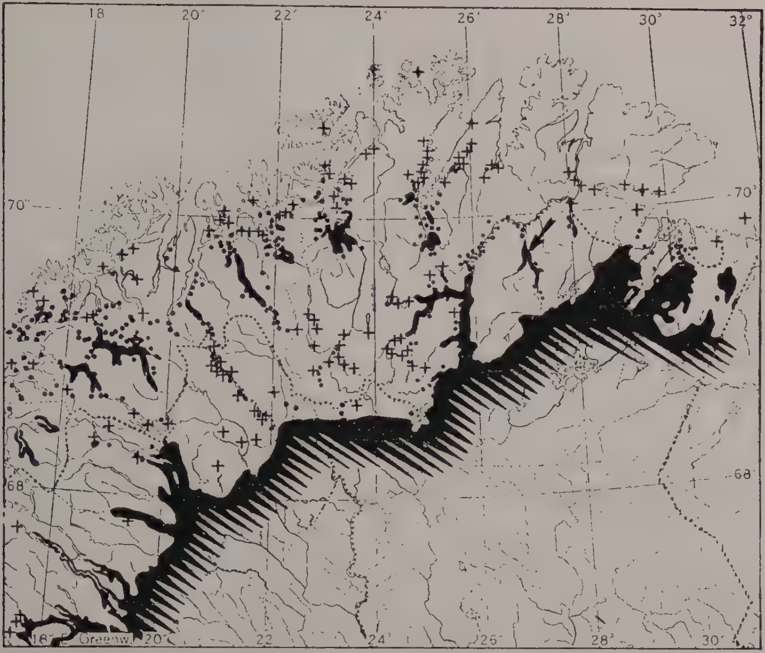
The different composition of the rocks on the western and the eastern side of the watershed may, however, influence the boundary of the Scotch pine in Scandinavia.

Summarising the facts re the forest-limits in northern Fennoscandia, it may be stated that the Scotch pine forms the greater part of the forest-limit and that the forest-limit to the north is followed by a subalpine region, dominated by mountain birch (*Betula tortuosa* coll.). Re forest-limits in Lapland cf. also RENVALL 1912, LAKARI 1915, KUJALA 1929 and BLÜTHGEN 1942.

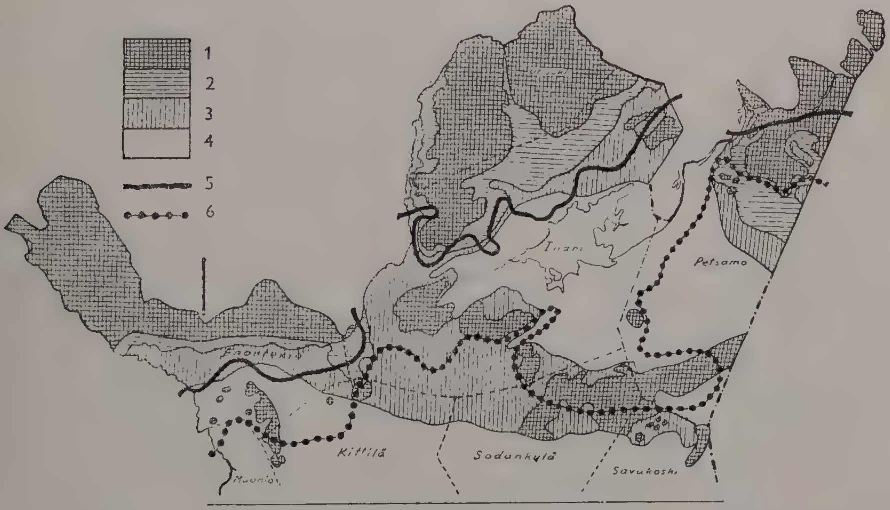
The Norway spruce forms the greater part of the forest-limit of the Kola Peninsula. In the central part Scotch pine forms the forest-limit (Voroninsk, cf. KIHLMAN 1890). The pine area has increased on account of forest fires. North of the spruce and pine forests are birch forests which, however, get thinner to the east; see above re »secondary» birch forests on the Kola Peninsula. The dominance of the birch in the far North in Fennoscandia is very remarkable if we take into consideration the conditions at the circumpolar forest-limit in general.

The forest-limit of the southern part of the White Sea coast is formed mainly by spruce (*Picea excelsa, P. obovata?*) according to SOKOLOWA (1937). Somewhat south of the coastal forest between Onega and Archangelsk, larch (*Larix sibirica*) already appears more frequently, forming the westernmost outposts of the North-Russian larch forests. Re larch on the Kola Peninsula, cf. ZINSERLING 1934. A condition for the larch in these regions is the presence of calcareous and carbonate strata; this is an example of a tree species which at its limit of distribution shows specific claims. The general appearance of the forest-limit on the Winter Coast of the White Sea seems to show close resemblance to the distribution of black and white spruce in the regions around Hudson Bay. The outer girdle of the White Sea coast is barren; in the form of large boggy areas this »barren ground» stretches southwards between tongues of spruce forests along the rivers where the drainage is good.

ALECHINS map (1927) shows the coniferous forest-limit in Northern Russia. The coniferous forest-limit on SE Kola touches the sea farther north than does the forest-limit on the opposite side of the White Sea. The coniferous



Map 1. The distribution of Scotch pine in northern Sweden, Norway and Finland, according to ENQUIST 1933. Some scattered points in Utsjoki have been added by the author. The Utsjoki valley pine forest is shown by an arrow. + = remnants of earlier pine trees.



Map 2. The forest-limits in northern Finland (HEIKINHEIMO 1921). 1 = open tundra and birch forest. 2 = scattered pine trees. 3 = scattered pine forests. 4 = pine forest region. 5 = tree-line of spruce. 6 = forest-limit of spruce.

forest-limit runs about 40 km N of Mesen, where it lies S of the Arctic circle, a direct consequence of its more exposed position close on the Arctic Sea. From the eastern side of the mouth of the White Sea the coniferous forest-limit is, on the whole, parallel with the Arctic circle. The wide treeless country on the Russian coast of the Arctic Sea gradually becomes wider further east.

Between Mesen and Archangelsk there is already at 66° northern Latitude in the coast region[1] a »ljesotundra» containing up to 90 % *Sphagnum*-bogs. Where isolated groves occur outside the forest-limit proper, they consist of birch and spruce (*Picea obovata*), cf. LEONTJEW 1937. Although the shore of the White Sea seems in many places barren on account of the climate, the main reason for this is probably cutting of the forests. The northernmost spruce forest appears (or appeared?) in the area between the Mesen Bay and the Kanin Peninsula, from 64° n. Lat. only along the rivers. *Alnus fruticosa* is here a new species at the periphery of the forest region (cf. *Alnus crispa* on the Labrador coast and, in smaller scale, *Alnus incana* on the Norwegian coast).

At Mesen there is a fragment of an Arctic tundra (POHLE 1903), the southern skirt of which is in several places formed by larch deformed by the wind. On dry soil Scotch pine still dominates, reaching as far North as 66° n. Lat. Larch was here earlier more common but has been heavily cut to supply lumber for the shipyards in Archangelsk. On the Kanin Peninsula POHLE (1903) describes scattered forests of pine, spruce and larch; the spruce limit reaches latitude 67°15′. Isolated spruce groves on Kanin disappear gradually being replaced by birch.

The forest-limit between Kanin and the Petschora river valley has been studied by TANFILJEW. His maps (1911) show considerable bends of the forests northward along the river valleys, see above. The forest-limit is there mainly composed of spruce. In places the birch forms a region similar to the Scandinavian birch region, cf. also RODER 1895.

Along the lower stretches of the Petschora river one finds, according to SAMBUK and DEDOFF (1934), the following tree species, counting from south to north: pine, larch, aspen, fir (*Abies sibirica*), spruce (*Picea obovata*) and birch (*Betula tortuosa* coll.). The two last mentioned tree species often together form the forest-limit and are also found among the isolated groups of trees which characterize the wide *»ljesotundra»*. At Petschora *Abies sibirica* and, fairly rare, *Pinus sibirica* have their westernmost outposts, cf. SAMBUK 1932. The forest region of Petschora can, as a whole, be divided into a southern *Picea-Abies*-region and a northern *Picea*-region. The border between these two regions, is, according to SAMBUK (l.c.), formed by the *southern limit of frozen ground;* the frozen ground farther north seems to allow a mixed forest of spruce and birch. SAMBUK considers larch as weak in the competition with other tree species in those regions. Larch and spruce reach latitude 68° in the Petschora region.

---

[1] This »ljesotundra» shows resemblance to the subarctic region around the southern part of Hudson Bay in Canada.

The polar Ural has been more thinly settled than the rest of the polar regions of European Russia and this is probably the reason why forest-limits there seem to be more original than along the coast westwards, cf. SOCAVA 1927 and 1930. The larch dominates on the forest-limit in the polar Ural as farther east in Siberia. In the mountain Ural the larch seems to be much exposed to drying up. The northernmost larch associations are followed higher up by a belt of *Alnus fruticosa.*

A comparison between the western and eastern parts of the periphery of the North-European forest-region, thus, gives the following result:

Fennoscandia and the Kola Peninsula:

1. Pine is common on the forest-limit.
2. The birch region is well developed.
3. Absence of larch.
4. Absence of *Alnus fruticosa, Abies sibirica* and *Pinus sibirica.*

The Ural-Petschora-region:

1. Spruce dominates the forest-limit.
2. The birch region is insignificant.
3. Larch is common along the forest-limit.
4. Presence of *Alnus fruticosa, Abies sibirica* and *Pinus sibirica.*

In this short summary of the general features of the forest-limit the Siberian and Canadian forests must be excluded, because the author's knowledge about them is very limited. Excursions to Labrador 1937 and to James Bay 1946 have, however, shown him the great difference between eastern North-America and Fennoscandia. As a matter of fact, we find greater resemblance between the Labrador coast and the Ural-Petschora region in respect of the forest-limit than between the Labrador coast and any other parts of northern Europe: a. The forest-limit in Ural-Petschora and in Labrador is chiefly formed by *Picea*-species, b. The larch occurs in the same way, c. The pine is entirely absent from the forest-limit, d. An *Abies*-species is present at the forest-limit. The climatic resemblance between the regions mentioned is remarkable (HUSTICH 1939).

The author has above dealt with the composition of the polar forests around the Arctic Sea, especially in northern Europe. The summary clearly shows that the polar forest-limit in Fennoscandia has its own particular features. Nowhere around the Arctic does the pine forest reach so far north (latitude 70—71°) as in the Norwegian fjords Alten and Porsanger and in the river valleys in Finnmark (Norway) and in Utsjoki (Finland). The dominance of the Scotch pine at the forest limit in Fennoscandia is a remarkable feature too.

The vast inland »vidda», in northernmost Norway and Finland, can, on the whole, be considered a tundra region, but a dry one. The pine forests in the fjords and in the northern river valleys appear as forest islands and, maybe, as relics of earlier, larger forests. Compare Fig. 1—4.

II. The reproduction of the Scotch pine at the polar forest-limit.

The forest-limit or »timber-line» is generally considered a more or less stable demarcation line, but it is, in reality, fairly vague. With regard to the possibilities of regeneration, we may distinguish between:

1. *Generative* or rational forest-limit.
2. *Vegetative* or empirical forest-limit.

It has often been stated (cf. KIHLMAN 1890, SERNANDER 1898, HEIKINHEIMO 1921) that the periphery of the forest region shows a transition zone, characterized by a lack of reproduction capacity. This transition zone might have arisen in such a manner that the trees which formerly were capable of reproduction, have later, for edaphic or climatic reasons lost this capacity. But this zone can also be supposed to have arisen through the spreading of seeds from trees within the »generative forest-limit» beyond the climatic limits for the reproduction capacity of the species in question.

This classification of the periphery of the forest-region into a generative and a vegetative zone, is, of course, like so many other classifications purely an artificial construction. But the very principle on which this construction is based invites us to study the real conditions of reproduction at the forest-limit more closely.

It is, however, a wellknown fact that one cannot observe any sudden cessation in the flowering of the trees at the forest-limit. RENVALL writes (1912, p. 87): »Eine Grenze des Blühens — gibt es bei der Kiefer nicht» and »Die Voraussetzung für eine ganz vorzügliche Reproduktion der Kiefer and der polaren Waldgrenze sind also in der Blütenbildung gegeben» (l.c., p. 29). One may at the forest-limit sometimes find small trees with an astonishing number of inflorescences and cones. But, inflorescences and cones are not the same as viable seeds. In some respects, the same phenomenon (great amount of flowers and cones) occurs in other open, windy places outside the forest-limit — on trees on the coast or in open fields. Thus, the flower production cannot be considered indicative of the »generative forest-limit». As the investigations of RENVALL into the reproduction problems of the forest-limit in many respects opened new ways, an outline of his arguments may be justified.

RENVALL presents statistical material on the flowering of the pine (the distribution of male and female inflorescenses, sterility, sexual divergence, the individuality of the flowering, etc.) and then explains the influence of age upon the intensity of flowering. He draws attention to the development of female flowers into cones, the size of which is statistically treated with regard to the quantity and quality of the seed. He proceeds to investigate the seed years at the forest-limit against the background of the different properties of cone years. The result he established, viz. that seed years occur with an interval of 60—100 years in the outermost zone of the forest-region and of 10—20 years in the zone nearest to it, for long served, with full justification, as a standard for the assessment of regeneration at the forest-limit. The summary given by RENVALL of his investigations in northernmost Finland reads as follows: »Immer wieder tritt schliesslich der Mangel der Samenproduktion als das entscheidende Moment hinzu. Dadurch wird die Leichtigkeit verständlich, mit der eine starke und andauernde Depression der Waldgrenze der Kiefer ohne Mitwirkung allgemeiner klimatischer Veränderungen, nach und an für sich nicht vernichtenden äusseren Eingriffen eintreten kann. Andererseits verbirgt sich hierin ebenso die Erklärung der Schwierigkeiten einer neuen Elevation oder Dilatation des Waldes sowie voraussichtlich des langsamen Verlaufes der Verbreitung der Pflanzen überhaupt unter extremen Bedingungen, welche die rein vegetativen Tätigkeiten und die Blütenbildung oft nur wenig beeinträchtigen, während die Samenentwicklung gehemmt wird». (l.c., p. 148—49). In another paper (1914) RENVALL gave a careful account of the relation between the length of the needles and the annual shoots and the correlation of those with the cone production, see p. 64.

RENVALL did not pay greater attention to the direct influence of the climate on the growth of the pine, although this in some way is suggested in his description of the variations of the length of the cones and the intensity of flowering from year to year. HAGEM, the Norwegian forest-scientist, however, intensively studied the relation between climate and the formation of viable seed (1917). He describes the nature of the seed production itself in different years (colour, weight, volume, percentage of empty seeds), paying also attention to the percentage of germination. HAGEM noticed the great importance of the warmth of the summer for the ripening of the seed, and he produced a table showing cone and seed years compared with summer temperatures during the period 1871—1915 in different parts of Scandinavia. High summer temperature in one year produces a rich flowering at the northern pine-limit (mainly female flowering). The periodicity in the flowering is attributed to the periodicity of climatic variations. The flowering years, therefore, appear at intervals generally corresponding with the intervals between the maximal summer temperature values. According to HAGEM, the seed ripening of the pine is generally very poor at an average summer temperature (June—September) below $10,_5°$ C. The germination is good at a temperature exceeding $10,_5°$ C. At an average summer temperature exceeding $11,_8°$ C the pine seed germinates very well.

HEIKINHEIMO has dealt thoroughly with the reproduction of the pine and spruce at the forest-limit in Finland (1921). His cone and seed analyses and, above all, his experiments on the germination of pine seeds show that seeds taken at the polar forest-limit sometimes are of practically no value. His results are, in some respects, contrary to the statement of RENVALL, who argued in favour of a direct relation between the size of the cone and the quality of the seed. See in this connection the interesting paper of LINDROTH (1943). HEIKINHEIMO also observed differences in the embryonic development of pine seeds from southern and northern Finland, cf. WIBECK 1920.

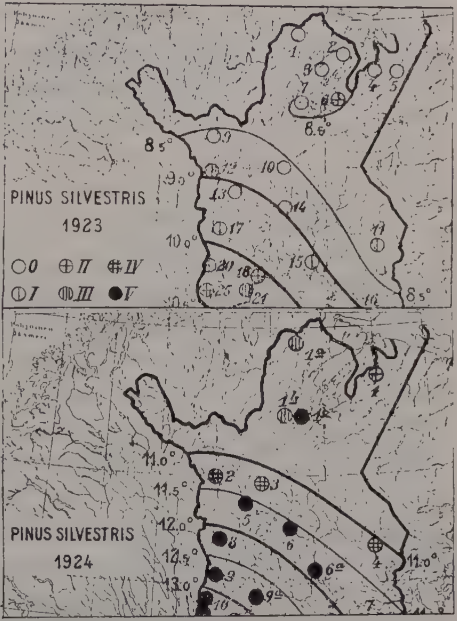
In 1932 EIDE published an important work on the regrowth and regeneration of pine in Norwegian Finnmarken (about 88.000 hectares of the northernmost pine forest in the world). Having illustrated the poor regrowth of those forests, $0,_{87}$ % in average, he quotes some investigations of the regrowth on stationary test areas in Finnmarken in 1924—30. These important investigations illustrate the necessity of protective forestry measures in the northern forests. But he also points out the danger of treating the northern forests as a nature park only, because the proportion of over-aged trees with no reproduction capacity must not increase over a certain amount. Thinning is of importance also in the far North.

EIDE dit not share HAGEM's pessimistic opinion of the future of the northern forests. HAGEM estimated the interval between seed years in northernmost Norway at 50—100 years, a result which EIDE considered to be too much influenced by RENVALL's investigations in northernmost Finland, in regions where the forests are old and the percentage — according to EIDE — of trees incapable of reproduction is high. The author, who has seen the forests near Neiden at the Norwegian-Finnish border, agrees with EIDE.

It is, however, not possible to draw conclusions re the quality of the seed production merely on the basis of the absence of regeneration. Other factors, such as shadows in close forest formations, feeding of reindeer, poor soil, too rich vegetation cover, too old forests, dry or cold weather etc. may also influence the regeneration of the pine forests in the North. Before man started to manage the growth of the forests, dry summers, by increasing the frequence of forest-fires produced glades in the forests, faciliating germination in case favourable summers followed shortly afterwards. According to Eide it was not altogether advisable to oppose cutting for a long time in forest-limit regions, because the conditions of regrowth deteriorated.

Eide gives tables illustrating seed years and average summer temperatures in Norwegian Finnmark. He also finds that the condition of seed years are in fact more complicated than was generally supposed in earlier years. Thus, the average summer temperature of the year of flower formation must be 0,5° C higher than normal. During the following year, the real »flowering year», the temperature may, however, be somewhat lower, provided the ripening year, the year after the flowering year, has a high summer temperature. For the flowering year an average summer temperature (June—September) of 9,5° C seems to be enough in Finmark. The ripening year, however, must have an average summer temperature of at least 11° C (to give 80 % living seed in a nursery, cf. Eide, l.c., p. 423).

Kujalas investigations (1927) of the anatomical quality classes of pine seed are of interest in this connection. He examined seeds from different places in Finland during some years and recorded the seed quality classes on a map together with the isotherms of the summer average temperatures. It appeared that the 11,5° C-isotherm fairly well limited the »best seed quality class» to the North. During 1923 no such seed was found north of latitude 63° in Finland, while in 1924 seed of the very best quality was collected at 68°31′ n. Lat. The difference between a good and a poor seed year for the pine in the North is obvious, and average values thus often give a false picture of the biological circumstances which depend on the variations of the climate. (See Map 3.)



Map 3. The quality categories (0—V) of pine seed in 1923 and 1924 in northern Finland according to Kujala 1927. Note the difference between the two years. 8,5°, 9,0° etc. are isotherms for the average temperature during June-August.

In all essentials, I think, the investigations of which accounts have been given above, also apply to forest-limits elsewhere. These publications and the material in the chapters below show that *the* *variations of the climate from one year to another make the expressions »generative» and »vegetative» forest-limits,* once very popular in forestry, *in reality very vague.*

III. The lability of the forest-limit.

It has been proved in the foregoing that the »generative forest-limit» is, in fact, very unstable; its course varies in relation to the climatic conditions of different years. The growth of trees at the periphery of the forest-region is more directly dependent on the climate (provided that the forest-limit in question is conditioned by climate) than in the centre of their distribution. *Consequently, any change in the climate from decade to decade or from century to century should be particularly clearly noticeable at the forest-limit.*

It is, in fact, surprising how distinctly the trees at the forest-limit, even in the smallest details of their growth, register climatic changes, a fact which will appear for instance in analysing the annual rings on the trees. The analysis of annual rings has become one of the most important means for forest-science to show the reaction of tree growth to, for instance, climatic changes; cf. p. 32 below. With this »dendrochronology» we are able to get an idea of the changes in temperature also during periods preceding that of the series from the meteorological stations.

Even without such subtle methods as the analysis of annual rings on trees, the lability of the forest-limit ca nbe illustrated. Archæology has established that the course of the forest-limit has changed and that these changes (Mongolia, Arizona) have also brought with them changes in the location of human culture in earlier centuries. We shall, however, in the following confine ourselves to the polar forest-limit within a reasonably short period.

Several authors have spoken about the existence of remnants of forests on the steppe or on the tundra and thus confined the existence of a climatic period favorable for the growth of trees during earlier epochs on those places. Efforts have also been made to connect these changes as between continents. The essential ground for such a connection is, however, still lacking.

The retreat of the forest in the North during historical times has been eagerly discussed. The withdrawal, which is particularly noticeable on the vertical forest-limit in Norway south of the Arctic circle, is probably only a result of timber cutting since the stone age, cf. Hagem 1917. In mountain-bogs in Central-Norway remnants of pine trees up to about 1.350 m above sea-level have been found, viz. about 500 m above the present pine-limit;

cf. also VE (1940). In 1903 REKSTAD (HAGEM l.c.) estimated the summer temperature during the time when the forest-limit had its highest course on the Hardanger to 2° C higher than at present (viz. the time about 1900). According to HAGEM, the regression of the pine-limit corresponds to a decrease of the average summer temperature of at least 3,1° C, possibly 3,6° C. This must be considered a change of considerable importance; cf. also ANDERSSON 1910.

Many scientists have investigated the regression of the tree- and forest-limit on Swedish mountains. ENQUIST (1933) proves a retreat of the pine-limit of about 175 m in the regions at the Arctic circle. The possibility of ascertaining the degree of change in the climate »is based on the fact that the frost limit of birch, as set by the summer climate, has in its constant the same number of days as that of the pine, or 26 days (see p. 8 above), while the temperature degree lies 3° lower (l.c., p. 187)». The fossil limit of pine now runs, according to ENQUIST, between the pine and the birch limit. »From these facts it can be deduced that the temperature within this region, at the time of the maximal distribution of pine, during the 26 warmest days of the summer, was, on an average, 1,5° higher than in recent times (l.c.)». The value is rather too precise. The map (cf. p. 13) made by ENQUIST of fossile discoveries of pine in northern Scandinavia is very instructive. The mountains of Finnish Lapland are too low to allow any conclusions about the retrogression of the pine; cf. HUSTICH 1937. There are, however, some interesting discoveries of pine remnants a considerable distance from the recent pine-limit.

The land-ice having receded, birch and pine occupied the free land after which followed an optimal time for pine (AUER 1927). Spruce appeared during a time when deterioration of the climate seems to have caused a retreat of the pine. This probably happened about 2.500 years ago. According to the latest investigations (cf. AHLMANN, LAURELL, MANNERFELT 1942) there was a climatic optimum in northern Sweden between 5.000 and 3.000 B.C. About 500 B.C. a successive deterioration of the climate set in, entailing along other things increased rainfalls. The tree- and the snow-limit retreated and spruce, which previously appeared only sporadically, seems to have become common in Norway about 1.000 B.C.

As has been pointed out above, there is disagreement between the scientists as to the course of the western limit of Norway spruce. As this problem is closely connected with the question of the general lability of the forest-limit, it will be briefly discussed below.

There is hardly anything as difficult to prove in plant geography as the migration of plants. It is difficult to state when the distribution of a plant is due to edaphic and when to climatic factors. How rapidly can for instance the spruce migrate?

The distribution of seeds from a tree certainly depends on occasional wind conditions, the moisture in the air etc. According to HEIKINHEIMO (1932) the seed of Norway spruce is distributed by the wind about 200—250 m. On glassy ice spruce seeds can occasionally be transported 15 km. Is a migration beyond 500 m conceivable during the period (about 25 years) between the germination of the spruce seed and the following productive stage of the spruce on the one hand and a new station for further seed distribution on the other? SAURAMO (1940) shows that the western limit o: spruce about 4.000—5.000 years ago ran through Central-Finland. It was stated above that the spruce became common in Norway about 3.000 years ago. The spruce, thus, seems to have covered about 800 km in about 2.000 years, viz. 10 km during one average spruce generation. Geologists, therefore, must infer the presence of solitary spruce forests and spruce trees in southern Finland about 9.000 years ago. From those local centres spruce has spread further.

About 9.000 years ago the pine-limit was (SAURAMO l.c.) in Lapland 400—500 km more to the south than it was about 6.000 years ago, when pine forests appeared in the North-Norwegian fjords(?). This is a migration of a tree species of about 4 km in 25 years, viz. about one average pine generation in southern Finland (but not in northern Finland). This distance is thus fairly long and one must consider that there is not a seed year for pine each year. Besides, one very rarely finds pine seedlings more than 100 m from a pine tree. The pine also in the North had to pass over unfavourable lands, the wide Finnmarken tundra, which at that time must have been to a greater extent marshy than nowadays. This illustrates the need for coordination of geological and biological theories. How does one, moreover, imagine the encroachment of the spruce on soils earlier dominated by pine to have taken place, i.e. what migration »speed» is to be assumed if we follow the time schedule of the geologists? There are many interesting questions in this connection.

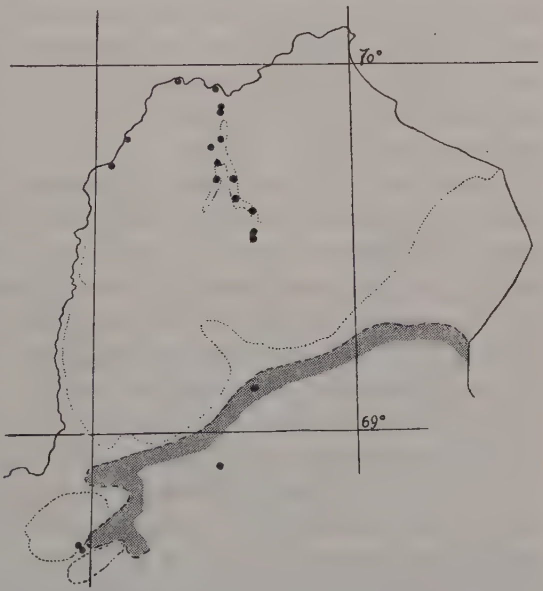
But, it has been agreed that the pine in northern Fennoscandia has had an optimal period in postglacial time. The pine-limit has receded because of a decreasing average summer temperature. Can the situation at present be considered stable?

The forest-limit changes harmoniously, if somewhat slowly, in accordance with changes in the climate. ORDING explains this fairly clearly (1941, p. 247). He writes, that the best developed bogs give a strong impression of regularity with an even distribution of mouldering layers between layers of almost uniform thickness of fresh turf. But even if one does not consider the evidence furnished by the turf and pollen analyses of periodical climatic changes, there is evidence enough of fairly regular climatic changes of a duration of about 35 and 57 years. And these changes must in themselves be of great importance for the reproduction of the forests in regions, where the climate is of an extreme character; cf. ORDING (l.c.). WIEDEMANN (1925) points out that the changes in the climate have had a great influence on forestry measures of different kinds in Saxony. The changes in those measures in forestry correspond clearly with the changes in tree growth depending on changes in the climate; cf.

the different opinions expressed by Renvall 1912, Hagem 1917, Eide 1932, Hustich 1940.

The question of the advance or retreat of the polar forest-limit has been differently judged at different periods; cf., for instance, Regel 1940. Having pointed out, in accordance with Boethlingk and Goebel that the forest-limit on the Kola Peninsula earlier had its course further north than at present, Regel mentions that this also applies to other parts of northern Europe and Siberia. »Aber nicht überall weicht der Wald vor der Tundra zurück. Am Anadyr scheint nach Tjulina (1936, p. 193) das Gegenteil der Fall zu sein. Auch an anderen Orten in Sibirien scheint ein solches Vordringen des Waldes beobachtet worden zu sein. Auch das stellenweise Zurückgehen der Grenze des Eisbodens nach Norden hin (Sumgin 1937, p. 244 ff.) scheint darauf hinzuweisen, dass das Klima der Tundrazone milder geworden ist» (Regel, l.c., p. 297). If Regel had visited Kola during a later period than he did (about 1911—1913 ?), he might also have made the same observations regarding the advance of the forest-limit as the newer Russian scientists quoted by him. Thus Zinserling (1934 p. 361) writes: »Jedenfalls unterliegt es keinem Zweifel, dass in einem Teile der Kola Halbinsel gegenwärtig der Wald gegen die Waldtundra vorrückt.» Cf. the statements from Petsamo made by Aario 1940.

In a paper of 1933, based, as far as the author knows, on investigations carried out 1927—29 in Petshora, Sambuk does not want to make any definite statements re the above mentioned problem: »Zweifellos ist es, dass früher die Wälder viel nördlicher von der gegenwärtigen Waldgrenze ausgedehnt waren. Mit der Klimaverschlechterung senkt sich die Waldgrenze zum Süden. Ob sie auch noch jetzt immer fort in derselben Richtung sich ändert? Diese Frage bleibt unbeantwortet, weil heutzutage in der Literature zu viel einander widersprechende Meinungen herrschen.»



Map 4. Sketch map showing localities where pine seedlings (1—3 years old) were observed by the author in 1939 and 1940.

This statement is typical ot the period during which

SAMBUK studied the forest-limit. The result of the favourable summers during the period 1920—1930 was not yet apparent in the form of a more outstanding regeneration in the forest-limit regions. But as early as 1924 NORDFORS writes that the pine seems to advance in the North, young pines carrying an abundance of cones although damaged by the wind, appear above the pine-limit. LANGLET (1935) writes about the fairly good regeneration of the northernmost pine forest in Börselvdalen in Porsanger, Norway. Cf. the interesting investigations by ARNBORG (1943, p. 151) on the regeneration of pine on isolated mountains in Sweden.

The radial growth of the pine at the forest-limit in Utsjoki, northernmost Finland, shows according to the present authors studies, *a clear depression in 1901—16, but later on one can observe an improvement in the radial growth.* This would probably also have been found in case similar investigations had been made at the forest-limit in northern Russia, see below.

There does not, at present, seem to be any doubt among those scientists who have worked at the polar forest-limit, that the *forest has been advancing in the last decades*; see also BLÜTHGEN 1942. The reason for this are the many favourable summers in 1920—30, which, as far as temperature conditions are concerned, completely fulfil the conditions which according to earlier authors (HAGEM, EIDE) were essential for satisfactory regeneration at the forest-limit. In the summers of 1939 and 1940, as shown below, the author found pine seedlings even beyond the most isolated outposts of the pine in Utsjoki (Map 4). As far as the edaphic conditions are concerned the pine seedlings at the forest-limit find fairly good conditions: scarce vegetation cover, a thin forest and plenty of light.

Against the background given in chapter VI below, the opinions of the different authors seem quite natural if the climate during the periods, in which they worked in the field at the forest-limit, is considered. In this connection it will suffice to point out the difference between the opinions of RENVALL (1912) and EIDE (1932) and between RENVALL and the author (1940—45). Perhaps, after some twenty years, there will again be a tendency to accept the emphatic opinion of RENVALL about the necessity of protecting the forests in the North?

In this case, as in other climatic questions, one is tempted to pay too much attention to the climate of the preceding years and to draw conclusions regarding the future development without knowing much of the stability of the observed tendency in the climate. We may just as well have to do with smaller gradations only in the general climatic development.

To illustrate, however, the positive development in the last decades the author in Table I below combines some pieces of information concerning the radial growth of the pine with statements of relative crop values for the same periods. The figures show a very marked increase for the last decades. *a* is a summary of the corrected series of ERLANDSSON (1936) of the radial growth of pine in Abisko in northern Sweden. *b* is a summary of the standard series for the radial growth of pine in Utsjoki (HUSTICH-ELFVING 1944). *c* shows the relative crop of rye and *d* of oats in the county of Oulu (Uleåborg). The unit for the radial growth of pine is 1/100 mm.

Table I. Decade-average for the radial growth of pine and the relative crops of rye and oats 1860—1939.

	a	b	c	d	
1860—69	69,3	—	5,04	4,70	(1861—69)
1870—79	78,2	—	6,53	4,62	
1880—89	57,8	—	7,03	4,73	
1890—99	78,9	99,4	5,98	4,52	
1900—09	65,6	70,8	5,47	4,00	
1910—19	70,4	92,8	6,54	4,16	
1920—29	76,1	123,9	8,19	5,20	
1930—39	—	112,1	9,70	7,04	

Note the minimum values in 1900—09. While the differences in the productivity values of the vegetation cover during different years are considerable and marked, which is always the case in regions of a climatically extreme character, the climatic development as a whole, viz. the general »improvement» of the climate, appears evident in this table. This question about the »improvement» of the climate has been violently discussed by geographers and meteorologists in recent years. In Lappish agriculture the favourable development was easily to be observed from the advance to the North of certain more delicate kinds of grain. AHLMANN (1939) has investigated the retreat of the glaciers, a phenomen which gives, perhaps, the clearest evidence of a favourable climatic development. See also the compilations of facts by WAGNER 1940 and KERÄNEN 1942.

This »improvement» of the climate in the northern temperate region corresponds to an opposite phenomenon in the regions where the precipitation is the limiting factor for the growth. Cf. KEEN's period of drought and poor tree growth 1918—1937 in Oregon with the period of good growth in northern Finland which begins about 1917. Cf. Diagram 2 and 3.

GRIGGS describes the interesting conditions at the timber-line in Alaska nowadays, (1937). He points out that »everything — suggested that instead of being held to a stationary line the forest was advancing» (l.c., p. 253). But, in Alaska the conditions for the advancing of the forest seem to be different: »the facts indicate that there is occurring in Alaska a plant migration of exactly the same character as the paleontologists find evidence of in past geological ages. Apparently the climate of Alaska has become mild so recently that the trees have not been able to keep up with the change and occupy all the territory suitable for them (l.c.)». Strongly GRIGGS points out the same idea as the author above: »Just as it is difficult to observe the ebb and flow of tides in mid-ocean so it is difficult to discover biotic shifts in the middle of specific areas. But exactly as one can readily observe small changes in tide level on a sloping beach so can one detect very slow advances or retreats of species at the edges of their ranges where they stop short and drop out» (l.c., p. 252).

As a conclusion it may be stated that *the forest-limit* (*the timber-line*) *is a very labile phytogeographical border line, which seems to react closely to changes of climate from year to year and, therefore, also to longer, potentially periodical climatic changes.*

IV. The forests in Utsjoki in northernmost Finland.

Thanks to the kindness of the Department of Forestry in Finland the author has been allowed to use the forest-economical plan for Utsjoki forest-district. This forest management plan was made by Forest officer A. HIILIVIRTA during the years 1936—41.

Utsjoki parish, the central part of northernmost Lapland (Finland) comprises 470 hectares of meadows, farms etc., 46.073 hectares of productive forest land, 113.435 hectares of poor forest land and 351.865 hectares of impediment, of which 74 % is open mountain ground. 2 % of the productive forest land consists of mossy forest with moist subsoil, 62 % of moist forest moors, 34 % of dry forest moors and 2 % of low forest-bearing bogs. The productive forest is composed of Scotch pine (14 %) and birch (*Betula tortuosa* coll.), 86 %. The Scotch pine forest is in general situated on the dry moors in the river valleys, where the drainage is sufficient. *This dry pine forest has given the material chosen below to show the influence of the annual climatic variations on the tree growth at the forest-limit on Lat. 69°30′—70° N.*

The growing stock in Utsjoki district is estimated at 672.000 m^3 on the productive forest land and about 235.000 m^3 on the poor forest land. HIILIVIRTA estimated the amount of valuable timber, viz. trunks over 22 cm at DBH, to about 110.000. There are about 127.000 dead trees. Those figures give an idea of the size of this pine forest island on the Lappish »barren ground».

In the isolated pine forests of Utsjoki, Kevujoki and Pulmanki, see Map 5, the distribution of age classes and growing timber trees are, according to HIILIVIRTA, as follows:

Utsjoki—Kevujoki:

year class	1—40	41—80	81—120	121—160	161—200	over 200	total	
pine	57	—	121	307	1.417	1.077	2.979	hectares
birch ..	140	4.772	5.879	—	—	—	10.791	»

Pulmanki:

pine	—	—	—	170	—	—	170	»
birch ..	104	2.430	3.215	—	—	—	5.749	»

The basis of the calculation should, however, motivate more approximate figures.

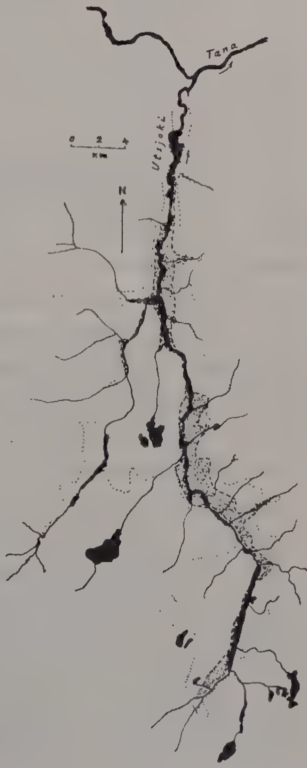
The above table relates to productive forest land only. It is remarkable that the age class 41—80 of pine in Utsjoki and Kevujoki is totally lacking — in this report — and that the pine in Pulmanki seems to be completely without younger age classes.

The total amount of growing timber trees in Utsjoki, Kevujoki and at the forest limit at the Tana river along the Norwegian-Finnish frontier is as follows: age class 1—40 4.040 m³ (about 6 m³/hectare), age class 41—80 62.841 m³ (about 8 m³/hectare), age class 81—120 106.890 m³ (about 11 m³/hectare), age class 121—160 14.300 m³ (about 30 m³/hectare), age class 161—200 44.880 m³ (about 32 m³/hectare), over 200 years 33.650 m³ (about 31 m³/hectare) or in average 13 m³/hectare (Hiilivirta).

The height of the pine trees in Utsjoki seldom exceeds 12 m, 8—10 m being the average.

Utsjoki parish has about 130 houses; about 600—800 logs are yearly used for building purposes.

On the basis of statements made by the forest ranger O. Tapiola, whom also the present writer has consulted on this subject, Hiilivirta points out that the forest earlier occupied greater areas and also reached farther north and higher up the slopes of the mountains (highest mountain



Map 5. The isolated pine forest in Utsjoki, according to Forest officer A. Hiilivirta (simplified from his map in the Forestry Department). The dashed line shows the approximate tree-line of pine, the dotted area the pine forest in the valley. Note the importance of the good drainage along the river and the brooks. The influence of the south exposition appears clearly from the map. The lakes are marked with black.

about 600 m) in Utsjoki. In some places one may come across hundreds of old stubs, remnants of previous pine forests on now barren mountain moor.

V. The annual variations in shoot and needle length of the pine at the forest-limit.

In the following the length of the annual shoots on the *branches* of Scotch pines are examined. Only branches of the second order (sensu Renvall 1914), which have already passed their most active period of growth will be considered below. For the annual shoots on these branches, lacking the continual growth increment, reflect in their length more or less directly the influence of the climate. This study disagrees, to a certain extent, with the excellent work of Renvall 1914, because he did not attribute any great influence to climate. He examined closely the length of the annual shoots on branches of different order and age on a 57—60 year old pine, height 5 m, diameter 11,1 cm (locality: Pasvik river valley in northernmost Finland). He stated: »Der Jahrestriebe scheint an 1—2 jährigen Zweigen seine maximale Länge zu erreichen, dann nimmt diese sehr schnell ab, bleibt an etwa (4—)5—8(—9)jährigen Zweigen annähernd konstant um an älteren Zweigen allmählich wieder abzunehmen.» (1914, p. 47.)

This variability is, as Renvall explains, to a high degree dependent on the inner process of development of the tree. The marked correlation between the lengths of two successive annual shoots on different branches is remarkable, on an average r = 0,95 according to Renvall l.c., p. 57. *This marked correlation accounts for the authors method of trying to prove an influence of external factors, mainly the variations of the climate, on the growth of the pine, on the basis of measurements of successive annual shoots following each other on branches of the same order on different trees.* cf. Hustich 1940. Of course, it would have been of greater interest to examine the growth in height of the main trunk of those trees. The increment in height is, however, often so abrupt and so much disturbed by different factors, that one very seldom finds a tree where the growth in height gives a correct idea of the variations in growth from year to year.

In his above-mentioned paper Renvall investigated the growth in 1904—09. Unfortunately, these years were all fairly similar in their climatic character. The influence of such a favourable year as 1906 appears, however, in Renvall's tables in the length of the annual shoots in 1907. Below I compare the tables in Renvall (l.c.) with the mean July temperature in Oulu (Uleåborg). (There are, unfortunately, no earlier series than 1908 from the stations in Enare and Sodankylä, see Map 6, which would have been more suitable for this purpose.)

Table II. Length of annual shoots (in mm) and the July temperature in 1904—09.

	1904	1905	1906	1907	1908	1909
July temperature	13,8	16,3	17,2	15,5	15,6	16,7
Branches of 2nd order, 1—3 year old	—	99,7	126,3	147,1	100,6	146,4[1])
Branches of 2nd order, 12—22 year old	—	85,7	85,9	90,4	66,0	71,4[2])
Branches of 3rd order, 1—10 year old	—	28,4	24,7	26,7	22,6	24,5[3])

Notes: 1 and 2. Renvall 1914, p. 48; 3. l.c., p. 54.

The influence of the high July temperature in 1906 is shown in the length of the shoots in 1907. The above values have, as has already been noticed, reference to one tree only, which was, however, very carefully examined by Renvall.

Table III comprises measurements on 269 branches of about 150 pines growing at the forest-limit in Utsjoki (and Enare) on open dry moors. Series *a* in Table IV comprises branches measured in July 1939 in Enare and Utsjoki. *b* are Utsjoki-pines measured in July 1940. *c* are pines from Utsjoki and Kevujoki river valleys, measured in April 1941, and *d* pines from the same localities, measured in July 1945. Table III shows how well the measurements of the different years coincide, proving also that this simple method gives a comparatively reliable result when we try to distinguish the influence of certain years on the growth of the tree.

Table III. The length (in cm) of annual shoots on branches of 2nd order of pines in Utsjoki.

Number	1944	1943	1942	1941	1940	1939	1938	1937	1936	1935	1934	1933	1932	1931	1930
a. 88	—	—	—	—	—	—	2,6	1,9	1,9	2,2	2,1	1,6	2,0	1,8	1,1
b. 94	—	—	—	—	—	3,3	3,9	2,9	2,8	3,4	3,1	2,7	3,5	—	—
c. 25	—	—	—	—	3,0	3,6	4,2	3,0	2,7	3,5	3,2	3,1	4,0	3,7	2,2
d. 62	2,1	2,7	3,3	2,1	2,6	3,0	3,3	2,9	2,6	3,0	2,7	2,4	—	—	—

There is, in fact, a very remarkable conformity in the length of the shoots on those over 100 year old pines. Table III shows clearly how pine branches, which have already finished their continous growth, due to internal physiological factors, still react *extremely sensitively to changes in the climate from year to year*. The material is sufficient to allow us to point out certain maximum years of growth in length in the North: 1932, 1935, 1938, 1942. (1930), 1933, 1936 and 1941 were years with poor growth.

Table IV shows that side-branches of the 3rd order (sensu RENVALL l.c.) react in a similar way. Series *a* in Table IV comprises two branches of the 2nd order of a pine growing at the forest-limit in Utsjoki (April 1941), series *b* the average value of 22 branches of the 3rd order of the two branches in *a*. Series *c* is the average of three branches of the 2nd order of pines close to *a*. Series *d* is the average of 20 branches of the 3rd order taken from the *c*-branches. The values in brackets are uncertain.

Table IV. Branches of the 2nd and 3rd order of pines in Utsjoki. Length of the annual shoots in cm.

Series:	1940	1939	1938	1937	1936	1935	1934	1933	1932	1931
a	3,9	5,9	6,3	3,8	3,1	5,3	4,8	(6,2)	(6,7)	(2,1)
b	1,7	2,5	2,9	1,9	2,0	3,0	2,6	2,7	(2,4)	(1,7)
c	3,3	5,7	6,1	4,4	3,9	5,2	4,5	4,8	5,0	(6,1)
d	2,2	3,4	4,2	2,5	2,5	3,6	2,2	2,0	2,6	2,6

Table V illustrates the growth in length of young pines of different ages and heights. The material is too small and inadequate, taken on a trip to the mountains of Hammastunturit and in Utsjoki in 1945. Series *a* in Table V is the average of 3 well-grown trees on the slopes of Hammastunturit in Enare above the timber line (height 9,5 m, 4 m and 8,5 m, diameter 13 cm, 10 cm and 20 cm, age about 80, 55 and 100 years). Series *b* is the average of 3 trees at the timber line in Utsjoki (height 7,5 m, 6,5 m and 7,5 m, diameter 13 cm, 12 cm and 13 cm, age about 65, 60 and 70 years). Series *c* is the average of 8 young pines on the mountain slopes of Hammastunturit above the timber line (height 2—3 m, age 18—30 years). Series *d* is the average of 10 young pines at Utsjoki timber line (height 0,75—2 m, age 14—30 years). Series *e* is the average of 5 young pines on the pine culture at Ollila, Utsjoki, where pine was sown in 1928.

Table V. The growth in length of young pines and pine trees, in cm.

	1944	1943	1942	1941	1940	1939	1938	1937	1936	1935	1934	1933	1932	1931
a.	19	18	29	15	20	27	28	22	16	21	16	20	18	21
b.	15	16	23	12	18	24	26	20	19	28	19	21	13	23
c.	18	15	21	14	14	18	19	13	9	14	11	11	8	9
d.	12	11	17	11	11	14	11	8	7	8	7	5	6	7
e.	15	12	21	15	13	21	17	8	9	10	7	—	—	—

The material is poor owing to the fact that the growth in height at the timber line is rarely undisturbed. Thus, series a and b, consisting of well-grown trees, gives too positive a picture of the growth in height at the timber line. But in this connection the main purpose is to give an idea of the annual differences in growth. And it is extremely interesting to notice the good resemblance between tables III, IV and V, 1935, 1938 (1939) and 1942 being maximum years, 1936, 1941 and 1943—44 minimum years in each series. There are differences, too, 1932 being a maximum year in tables IV and III and a minimum year in Table V. In 1941 10 young pines (height about 2 m) were measured in Enare; their average was: 1940 11,1, 1939 14,1, 1938 12,5, 1937 9,2, 1936 7,2, 1935 9,1, 1934 8,8, 1933 6,9, 1932 7,2, 1931 5,7 and 1930 4,5 cm, thus showing maximum years in 1932, 1935 and 1939, minimum years in 1933, 1936 and 1940.

The variations in the *needle length* on 244 branches of the 2nd order on pine trees (of the same kind and age class as in Table III) appear from table VI. On each annual shoot the longest needles have been measured (except, however, the extreme values which needles of the topmost part of the twigs may show when the temperature in August has been very favourable for growth). The needles of older trees seldom survive 7—9 years. The influence of the climate on the needles cannot be as clearly established as that on the annual shoots. The below series, however, coincide fairly well. *a*—*d* in Table VI refer to the same localities as in Table III.

Table VI. Needle length (in cm) on branches of the 2nd order of pine in Utsjoki.

Number		1944	1943	1942	1941	1940	1939	1938	1937	1936	1935	1934	1933
a.	50	—	—	—	—	—	—	3,6	3,4	3,1	2,9	3,2	(3,5)
b.	103	—	—	—	—	—	2,8	3,8	3,8	3,2	3,2	3,9	3,7
c.	31	—	—	—	—	2,6	2,8	3,9	3,6	2,9	2,9	3,3	(3,2)
d.	60	2,9	3,1	3,1	3,8	2,8	2,7	3,3	—	—	—	—	—

The normal length of the needles on the Scotch pine in Utsjoki on older branches is 2,5—4,0 cm. 1934, 1938 and 1941 show good length growth of the needles. 1935, (1936), 1939, (1940) are minimum years. Note the difference between the growth of shoots and the growth of needles.

In the classical work of RENVALL 1914, more careful attention has been paid to needle length than in any other work. He points out that the length of the needles decreases with the advancing order of the branches and that the length of the needles shows a periodicity, dependent on internal factors, corresponding to the age of the twigs. But that is also as Table VI clearly shows, due to an influence of the climate on the length of the needles in different years. The length of the needles and their number influence the assimilation capacity of the annual shoots.

The growth of the needles is not an elongation process as the growth of the annual shoot in early summer, but mainly a formation of new cells, with the exception of the »shorts shoots», which are formed in the bud of the previous year. It is thus natural that one cannot find any close connection between the length of the shoot and the length of the needles. Already HESSELMAN 1904 points out that the winter bud consists of the same number of »short shoots» as that which appears on the »long shoots» the following summer. Cf. also LAITAKARI 1920.

VI. The radial growth of the pine at the forest-limit.

An historical review of the measuring of annual rings is given by ERLANDSSON 1936. Re new ideas in the dendrochronology cf. DOUGLASS 1946. Re investigations of radial growth of trees in Finland cf. LAITAKARI 1920, BOMAN 1927, ILVESSALO 1942, HUSTICH 1940 and 1945. Annual rings are found only in regions with climatic periodicity, an alternation between cold and warm, or rainy and dry periods (cf. i.a. SCHULMAN 1942). Sometimes, however, the internal »life rhythm» due to flowering and fruit formation in tropical trees causes rings very similar to annual rings in the temperature zone to develop. In the trees of the north the internal periodicity is covered by the influence of external factors, the changing seasons. The variations in the summer climate from year to year influence clearly the size of the annual rings, see below.

In preliminary earlier papers the present writer has stressed the value of the radial growth of the pine at the forest-limit as a climatic indicator. *At the northern pine-limit the temperature is the most important impeding factor.* This conclusion is drawn from the fact that the growth of pines, even if only the length of the annual shoots on small branches of the 2nd or 3rd order are considered, shows a very distinct correlation with the changes in the temperature from year to year.

It may not seem quite appropriate to consider the pine at the forest-limit as a suitable subject for investigations in the above respect. This type of pine, the low pine on the border of the barren ground is, of course, not representative from a purely forestal point of view because these solitary pines at the forest-limit (Fig. 1—4) are considered more as a curiosity by foresters. The following points of view should, however, be considered:

a. The pines in the Utsjoki barren grounds grow quite detached. The competition with other trees is thus a factor which is here more or less eliminated. The growth of the pine at the forest-limit proper is therefore to a higher degree due to climatic and edaphic factors only.

b. It is true that pines on »barren ground» are often the remains of larger forest stands, but generally no traces of other trees close by have been observed. As the author has considered the 50 latest annual rings only, an influence by a possible earlier root and light competition may be considered eliminated.

c. Influence of cutting and other kinds of human interference is hardly directly noticeable any longer. The forest fires constitute the only factor of importance. In the last 50 years they have, however, been fairly local in the northernmost forest-regions and their traces are easily seen on the trees.

d. The influence which the wind exercises on the radial growth of the trunk (cf. BÜSGEN-MÜNCH 1927) is on those fairly scattered trees evenly dispersed. But the radial growth of the pine at the forest-limit has perhaps also been in some degree »over estimated». The continuous summer light in the North improves the radial growth (HUSTICH 1940), the scattered pines at the forest-limit receive light from all directions. (The same can be seen also in climatically less extreme regions by the appearance of solitary trees standing in open fields or on open river banks. One is always inclined, before closer examination, to over-estimate the age of such trees.) Thus, the variations in radial growth of the pines at the timber-line have been somewhat exaggerated in comparison with trees in normal stands farther south. This is, however, only a positive stimulus to an investigation for the purpose of showing and, maybe, explaining the differences in growth in different years.

The material used below (cf. HUSTICH-ELFVING 1944) consists of increment cores obtained with an ordinary Swedish increment drill by the author in the summer of 1939 and 1940, in April 1941 and in June—July 1945 (cf. p. 47) in Enare and Utsjoki and Kevujoki river valleys (about Lat. 69°30′—70° N). Boring was usually done at a height of 1,3 m above the ground on the S-side of wellgrown pines on *Cladina* and *Empetrum* sites. Out of the abt. 200 samples collected in 1939—41 in Utsjoki 148 samples of good quality were selected (table VII). Abt. 250 cores from the Enare parish have been only partly measured, and are not used in this paper. Out of 106 samples collected in 1945 66 were selected for the series in table XIV. For an account of the measurements etc., cf. the above-mentioned paper.

Table VII gives the rough material (before 1945) for the calculation below. The expression »age class» refers only to the number of annual rings of the cross-section of the tree at 1,3 m. At the timberline it is difficult to find a suitable method to calculate the age of trees of a certain height. In some places a pine 1,3 m high is 30 years old, in other places 20 or 50 years old; cf. RENVALL 1912. In the unfavourable years (the »low» period between 1901—1916), when RENVALL made his investigations, 67 % of the 60 year old pines were only 0,5—1,0 m high. Thus, the age class in Table VII is a very rough indication of the age. To the age classes »31—50», »51—70» etc. we must add about

Table VII a. The radial growth of Scotch pine in Utsjoki (1915—1939). Material collected 1939—41. In 0,01 mm.

Series	Age class	Radial class	Number of trees	1939	38	37	36	35	34	33	32	31	30	29	28	27	26	25	24	23	22	21	20	19	18	17	16	15
1	31—50	26—50	10	109	107	137	100	113	139	117	105	125	190	86	102	124	121	133	140	130	147	132	126	126	127	115	121	102
2	31—50	51—75	10	137	138	173	114	143	165	159	139	147	165	124	134	184	173	202	203	187	232	185	210	194	181	159	183	150
3	51—70	26—50	6	58	75	91	65	67	85	65	65	58	73	45	60	85	80	88	96	88	101	87	87	80	70	70	81	68
4	51—70	51—75	19	115	129	135	97	103	126	106	106	116	132	94	115	150	144	181	179	163	155	136	145	136	139	120	135	126
5	51—70	76—100	17	110	130	154	124	139	173	149	132	158	186	133	136	181	161	207	211	199	207	164	179	174	173	153	177	169
6	51—70	101—125	6	152	155	181	111	136	160	158	145	188	228	156	178	203	188	226	216	208	206	151	161	166	158	163	160	185
7	71—90	51—75	5	87	104	108	66	85	108	90	84	96	118	72	88	116	100	104	86	94	46	82	80	84	80	64	80	72
8	71—90	76—100	8	106	124	141	92	102	125	112	115	136	140	95	111	156	126	180	151	129	120	119	124	125	116	99	119	104
9	71—90	101—125	3	140	133	136	113	150	196	170	146	163	190	136	150	196	173	206	190	173	140	120	126	136	140	103	123	116
10	91—110	101—125	7	96	124	136	94	120	169	131	128	150	165	94	113	151	138	170	160	150	138	138	137	123	124	93	110	106
11	91—110	126—150	2	170	90	155	110	120	195	170	150	135	135	90	120	205	180	220	200	180	170	145	170	170	170	175	185	145
12	111—130	76—100	8	61	79	100	64	55	91	91	77	90	104	85	71	99	86	106	94	100	96	82	81	72	72	62	70	62
13	111—130	101—125	16	87	95	118	71	90	122	92	97	114	123	72	83	118	103	130	118	107	105	89	93	88	89	80	9 2	74
14	111—130	126—150	6	72	80	89	67	93	132	107	107	125	130	83	110	135	128	162	143	108	110	90	98	90	89	80	96	81
15	111—130	151—175	7	123	131	148	95	121	165	130	125	145	140	83	103	143	123	163	139	147	134	134	135	123	113	94	124	107
16	131—150	76—100	3	75	70	86	60	66	70	46	46	66	63	40	56	80	80	106	86	73	76	66	56	40	46	43	53	40
17	131—150	101—125	3	70	83	106	80	93	130	123	106	113	130	96	113	160	120	136	123	96	100	90	96	103	103	100	83	116
18	131—150	126—150	6	91	93	128	96	105	123	108	96	108	98	60	71	103	86	130	113	116	125	105	103	75	78	75	105	88
19	131—150	151—175	3	150	120	183	133	163	183	170	176	170	156	113	130	210	156	196	193	196	153	123	133	103	130	116	170	150
20	151—170	176—200	3	113	126	153	113	136	180	170	133	160	150	116	120	166	140	166	160	180	180	163	196	166	180	146	143	116

Table VII b. The radial growth of Scotch pine in Utsjoki (1890—1914).

Series	Age class	Radial class	Number of trees	1914	13	12	11	10	09	08	07	06	05	04	03	02	01	00	99	98	97	96	95	94	93	92	91	90
1	31—50	26—50	10	100	101	87	83	72	63	81	69	66	64	40	58	53	67	58	94	104	—	—	—	—	—	—	—	—
2	31—50	51—75	10	139	156	150	104	93	82	83	70	76	61	44	42	56	127	88	136	150	143	103	—	—	—	—	—	—
3	51—70	26—50	6	57	60	55	45	41	48	57	38	37	38	38	45	50	95	55	93	103	91	58	75	67	45	60	80	86
4	51—70	51—75	19	119	115	113	77	67	72	90	84	83	78	75	60	71	135	96	125	150	132	109	110	85	74	86	118	132
5	51—70	76—100	17	167	168	161	129	106	99	127	107	110	104	106	92	113	193	119	155	169	147	144	152	112	79	83	133	150
6	51—70	101—125	6	180	158	158	111	111	120	161	163	158	153	168	143	155	220	136	183	195	198	215	190	203	168	181	245	265
7	71—90	51—75	5	68	52	58	40	34	34	62	44	42	42	50	36	58	88	72	96	114	90	84	62	52	48	58	78	84
8	71—90	76—100	8	104	81	75	48	50	64	80	71	74	65	56	45	55	92	69	116	141	109	110	90	90	69	81	119	140
9	71—90	101—125	3	110	93	76	63	60	63	96	76	80	110	116	90	123	176	96	140	150	96	100	100	113	106	100	146	176
10	91—110	101—125	7	94	76	71	51	41	54	70	57	61	59	70	49	64	104	60	99	136	84	110	94	99	71	73	84	119
11	91—110	126—150	2	130	140	145	100	70	100	105	90	85	80	85	65	85	205	105	140	120	45	210	110	110	60	95	145	155
12	111—130	76—100	8	54	49	46	29	22	27	34	29	17	26	26	24	41	57	42	67	64	44	46	37	39	39	52	64	69
13	111—130	101—125	16	72	61	65	44	38	46	58	47	46	47	55	37	65	109	74	112	124	79	87	75	67	60	58	93	113
14	111—130	126—150	6	89	80	83	53	40	56	76	67	76	67	86	55	93	171	100	145	165	101	126	108	87	71	71	105	136
15	111—130	151—175	7	93	86	90	59	51	78	101	79	97	96	89	57	94	151	90	141	170	113	137	114	103	90	91	120	154
16	131—150	76—100	3	43	46	36	26	20	40	40	36	30	33	33	50	40	76	60	53	60	46	53	43	46	43	73	70	80
17	131—150	101—125	3	86	93	83	66	46	53	53	40	40	46	50	43	43	106	60	106	86	63	70	50	53	43	53	76	93
18	131—150	126—150	6	76	60	63	46	43	55	76	67	63	43	47	31	68	111	76	113	163	115	133	113	95	81	76	120	111
19	131—150	151—175	3	136	140	130	80	80	100	136	113	120	93	83	70	120	213	116	120	230	153	160	123	120	86	96	156	173
20	151—170	176—200	3	93	93	86	66	70	66	63	60	60	60	73	76	110	156	113	153	130	140	136	86	80	60	83	120	126

30 years to obtain the real age class. The »radial class» in the same table refers only to the length of the radius measured on dry cores at a height of 1,3 m above the ground.

In 1942 ILVESSALO published a large report on the second national forest survey of Finland 1936—38. The material of pine increment cores from the whole of northern Finland (about 64°40′—70° n. Lat.) consists of 553 cores collected by various foresters. Thus, the material collected by the the present writer from a comparatively small area seems to be at least in some measure authoritative. Of the 553 increment cores mentioned above, 40 cores were taken in the north of Finland, in Enare parish immediately S of Utsjoki. Thanks to the kindness of Prof. Y. ILVESSALO the author is permitted to use this material also for this paper.

For the use of cross-sections instead of increment cores, cf. ERLANDSSON 1936 and ORDING 1941. As ILVESSALO (1942) points out, however, critically collected and critically utilized material of dry increment cores can well be used in a statistical analysis of the radial growth of trees.

There are different methods of correcting age in radial growth analyses, cf. ERLANDSSON, l.c., ORDING, l.c., EIDEM 1943, NÄSLUND 1944 and EKLUND 1944. The striking feature in Table VII is the remarkable increase in radial growth in the last few decades (especially the old trees). The real influence of age on this increase in radial growth is, however, not easy to discover, as it varies in the different categories. Contrary to the majority of earlier writers I have (1945) only used a correction coefficient for the linear increase (regression) of the curves. Consequently, the influence of the favourable climate (see above p. 25) in the north in the last decades as well as the influence of age is eliminated.

To arrive at the linear regression the following formulae have been used:

$$(1) \qquad r = \frac{\Sigma\, xy - n \cdot Mx \cdot My}{\sqrt{\Sigma\, x^2 - n \cdot Mx^2} \cdot \sqrt{\Sigma\, y^2 - n \cdot My^2}}$$

where x is the series 1—50 = 1890—1939 and y the series in table VII.

$$(2) \qquad b = \mathrm{tg}\, a = \frac{r \cdot \sigma y}{\sigma x}$$

where r ist the correlation coefficient obtained from (1) and x and y the dispersions of x and y $\left(\sqrt{\frac{(x - M)^2}{n}}\right)$. *b* is the tangent for the inclination of the regression line.

The inclinations or slopes of the regression lines in the different age classes in Table VII are shown in Table VIII, including the periods 1890—1939 and 1908—39. The later period has been used as the regular meteorological observations in Lapland began in 1908 in Sodankylä and Enare. The calculations have all been worked out in the same way. The class interval = *i* = *the amplitude in the series*/10. Thus, in series 3 the highest rate of annual radial growth was 1,03 mm, the lowest 0,37 mm, the amplitude was 1,03—0,37 = 0,66 mm and *i* thus 0,66/10 = 0,07 (for the period 1890—39). The intervals used therefore vary in many of the series, but the number of the classes used for the regression calculations are the same in all the series, viz. 10.

The varying sizes of the class intervals show the influence of internal factors, more or less dependent on favourable exposure or favourable edaphic conditions and on age. The slope (inclination) of the regression line (tg α) shows not only the influence of age but also of the climatic period in general.

Table VIII. The inclination of the regression lines in the curves obtained from the rough material in table VII.

Series	Period 1890—39	Period 1908—39		
	tg α	tg α	M (0,01 mm)	*i* (0,01 mm)
1	—	0,088	114,8	13
2	—	0,051	152,7	15
3	0,035	0,089	69,7	6
4	0,056	0,067	123,0	12
5	0,065	0,001	157,3	12
6	—0,036	0,050	166,8	12
7	0,083	0,191	79,4	9
8	0,065	0,105	111,5	14
9	0,078	0,187	128,9	15
10	0,106	0,166	116,1	13
11	0,049	0,032	148,3	15
12	0,118	0,168	72,2	9
13	0,043	0,170	88,6	10
14	0,024	0,090	99,3	13
15	0,035	0,137	98,4	12
16	0,055	0,143	57,5	9
17	0,023	0,109	98,4	12
18	0,014	0,197	90,5	9
19	0,045	0,128	146,2	13
20	0,088	0,136	134,7	14

If *b* (formula 2) above only shows the influence of age, the older categories in Tables VII and VIII should have small values for *b* or negative values (the continuous increment of the growth stops fairly early in pines). It should also be remembered that the »age classes» in Tables VII and VIII only show the age at 1,3 m above the ground. Therefore, *the high b-values in the older age classes* in Table VIII *are very surprising, and must clearly be considered due to the influence of the climate* (cf. the author's paper 1945).

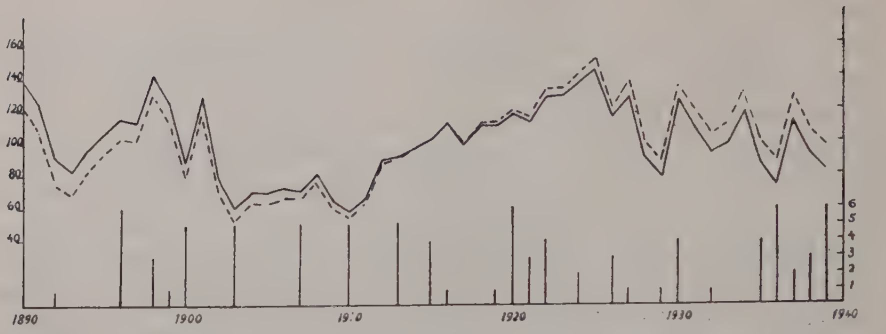


Diagram 2. The line of short dashes is the series A in table IX, which is reduced to tg $\alpha = \pm 0$ in the unbroken line, B in table IX. The curve shows distinctly the »bad period» in 1901—1916. The vertical lines give a very approximative idea of the changing quality of the irregular ripening years of the pine seed in the north.

Thus, the influence of age and of very long climatic cycles can be separated from the influence of the annual variations which depend on the changes in climate from year to year. *The influence of age and long climatic waves is expressed by* b (tg a) *in formula* (2). *The influence of the smaller climatic fluctuations* from year to year *is partly shown by the standard deviation* (σ).

This »regression method» with the same number of classes used in the correlation and regression calculations *shows, thus, rather clearly the susceptibility of the radial growth to the climate in critical periods such as the last few decades.* The relatively high susceptibility of old trees in this respect is astonishing. This remarkable *»rejuvenation»* in the radial growth of the old pines at the timber-line seems to be caused by a fairly small increase in temperature, cf. the *b*-coefficients in Table IX. The secondary growth in height of old pines in the north, cf. ÅKERHIELM 1940, may, also be due to the same »rejuvenation» caused by the increase in temperature. It could also easily be seen by the looks of the tree-tops in some places in Inari and Utsjoki (cf. the author 1943).

Re the »improvement» of the climate — until 1937? — see the statements of the meteorologists; cf. WAGNER 1940, KERÄNEN 1942. See Fig. 4—11.

Diagram 1 shows the standard series calculated from Table VII (1) and the reduced standard series (2, tg $a = 0{,}068$), cf. Table IX. The standard series is reduced to b ($=$ tg a) $= \pm 0$ using the formula [1])

$$(3) \qquad y = y_t - [My + b \cdot i \cdot (t - t_0)] + 100$$

where y_t is the thickness of the annual ring in the year t in the preliminary series (Table VII), $t_0 = 25 = \frac{1939-1890}{2}$, i is the class interval and My the average of the annual rings in the series.

---

[1]) Developed by Dr. G. ELFVING.

Table IX. The unreduced and reduced (to b = ± 0; = B) standard series based on 148 samples of different age classes 1890—39.

	A	B		A	B
1890	122	139	1915	102	102
1891	107	123	1916	113	112
1892	75	91	1917	99	98
1893	68	83	1918	112	110
1894	83	97	1919	113	110
1895	93	106	1920	120	117
1896	102	115	1921	116	112
1897	101	113	1922	132	127
1898	130	141	1923	133	128
1899	113	124	1924	142	136
1900	78	88	1925	151	144
1901	118	128	1926	121	114
1902	70	79	1927	136	128
1903	52	60	1928	100	91
1904	62	69	1929	88	79
1905	62	69	1930	135	125
1906	65	71	1931	119	108
1907	65	70	1932	105	94
1908	76	81	1933	111	99
1909	60	64	1934	131	119
1910	54	58	1935	101	88
1911	63	66	1936	88	74
1912	87	89	1937	127	112
1913	90	91	1938	107	92
1914	95	96	1939	97	81

The 40 increment cores from the second national forest survey in northernmost Finland, see above, were examined in the same way as my own series. The inclination of the regression line was in these series entirely positive, especially in comparison with the whole series for northern Finland by Ilvessalo 1942, see Table X.

Näslund has shown (1944, p. 30—31) that the radial growth of the spruce in different forest types situated near each other is surprisingly uniform. He has also shown that the radial growth at different altitudes is fairly uniform. Eklund (1944, p. 212) shows very clearly that the correlation coefficients, in comparing different age classes, are remarkably high, r = 0,81—0,93 (± 0,02).

Nevertheless, there are variations in the influence of age, diameter and forest-types between series obtained from different places and by different authors. To combine such growth series the author recommends the following principles:

a. Using formulae (1) and (2) the *b*-coefficient is found.

b. Using formula (3) the series in question are reduced to $b = \pm 0$. The average size of the annual radial growth in every series is 100. This allows us to use series of different age classes for comparison.

c. In combining such series we have to use the same period and the same number of »classes» (= 10), see above, in the correlation calculations.

In accordance with the principles expressed above, the author will here compare 11 series from different parts of northern Fennoscandia. The *b* and σ-values of the series are counted in table X. The same series, as corrected and reduced to $b = \pm 0$, are given in table XI. The primary material is as follows:

Table X. The inclination of the regression lines (tg a) in 11 pine series from different parts of northern Fennoscandia, 1890—31.[1])

Series	Average annual ring (0,01 mm)	Class interval (0,01 mm)	tg a	σ
a.	66,3	6	—0,086	15,0
b.	101,8	7	0,019	16,8
c.	73,5	5	0,009	14,0
d.	81,9	8	0,040	24,8
e.	71,8	6	0,009	18,6
f.	94,0	10	0,085	29,0
g.	101,8	11	0,088	30,8
h.	95,8	10	0,096	30,1
A	38,6	6	0,156	17,4
B	49,4	7	0,126	19,1
C	48,0	7	0,095	16,8

---

[1]) In Table X the Enare-material of the second national forest survey, mentioned above, p. 36, is reproduced. The material consists of 40 increment cores only and and is divided into three series:

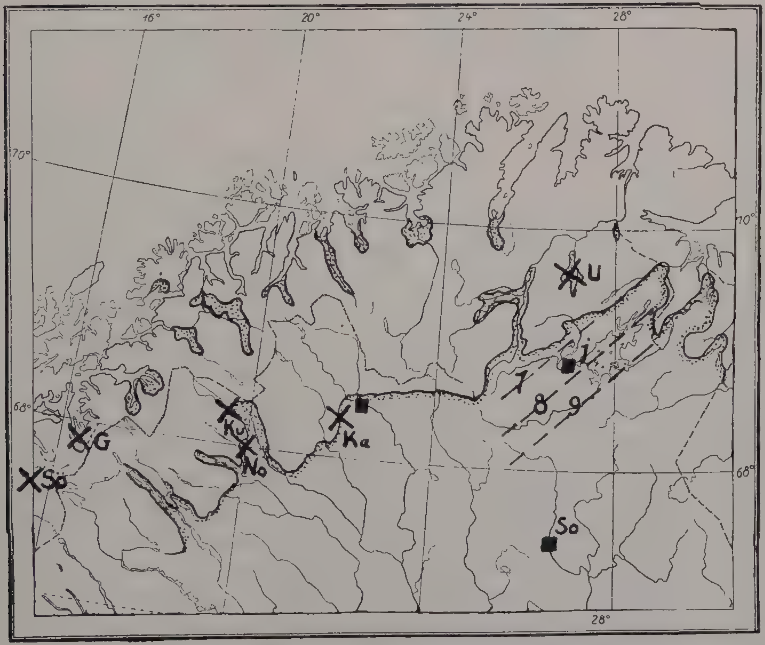
A containing 13 samples, the northernmost material of the national forest survey, of pines on *Empetrum-Cladina* and *Empetrum-Myrtillus* forest types, the age ranging between 134—365 +. (For the number of annual rings at the height of 1,3 m above the ground see above!)

B containing 10 samples without age specification on the original formulas, of pines on dry ground like the A-material above, from the taxation lines 7—8, see Map 6, in Enare and

C. containing 17 samples from the 9th taxation line in Enare, age 134—224 + (= the number of annual rings at DBH).

a. Ilvessalo 1942, p. 347: 553 increment cores from the whole of northern Finland. *b.* The same material as above, corrected by Eklund 1944, p. 203. *c.* Cross-sections of 23 trees from Abisko in northern Sweden, about 68°20′ n. Lat., Erlandsson 1936, p. 105. *d.* Cross-sections of 23 trees from Karesuando, the same latitude as *c*, Erlandsson, l.c., p. 107. *e.* Cross-sections of 264 trees from Kiruna, about 67°55′ n. Lat., Erlandsson, l.c., p. 106. *f.* Cross-sections of 15 trees from Sörfold, Norway, about 67°38′ n. Lat., Ording 1941, p. 153 and 156. *g.* Cross-sections of 12 trees from Steigen, Norway, about 67°51′ n. Lat., Aandstad 1938, Ording 1941, p. 191 and 194. *h.* 148 increment cores from Utsjoki, see above. Re the situation of the localities mentioned above and their relation to the forest-limit, see Map 6.

Because the series of Erlandsson (*c*—*e*) do not go farther than 1931 the period 1890—1931 (42 years) is used in Table XI. In Table XII the correlation coefficients are given. Compare Diagram 3.



Map 6. Sketch map of localities mentioned in the comparison of dendrochronological material from different parts of northern Fennoscandia. Sö = Sörfold, G = Grodalen, Ku = Kuovhonvuopio near Abisko, No = Nokutusvaara near Kiruna, Ka = Karesuando, So = Sodankylä, I = Inari (Enare) and U = Utsjoki. The estimation lines 7—9 are mentioned on p. 40.

Table XI. The reduced series (inclination of the regression line ± 0) of Table IX.

Year	a	b	c	d	e	f	g	h
1890	118	121	111	123	127	111	102	145
1891	111	113	111	122	119	113	91	129
1892	97	96	91	84	96	96	88	96
1893	100	100	94	96	95	105	105	88
1894	102	102	113	119	103	110	116	102
1895	105	107	116	116	111	124	131	111
1896	113	117	112	119	115	129	131	119
1897	105	107	105	92	101	122	120	117
1898	113	118	120	107	112	116	131	145
1899	100	101	106	102	108	103	85	127
1900	92	92	85	71	81	98	70	91
1901	102	104	119	107	114	119	95	130
1902	87	83	100	85	96	90	75	81
1903	78	72	75	55	73	87	61	62
1904	85	82	79	73	76	77	68	71
1905	87	84	94	87	81	83	70	70
1906	93	92	94	85	82	82	88	72
1907	88	84	96	85	86	84	98	71
1908	94	93	108	105	105	84	123	81
1909	90	87	96	105	94	70	76	64
1910	83	77	90	81	89	66	75	57
1911	87	82	89	82	91	71	89	65
1912	97	96	103	105	107	92	106	88
1913	96	96	97	101	100	102	103	90
1914	103	106	97	110	107	107	110	94
1915	110	116	106	115	117	98	127	100
1916	105	108	103	112	118	99	127	110
1917	99	98	96	101	109	84	134	95
1918	93	90	106	114	115	106	129	107
1919	95	92	100	106	116	112	124	107
1920	99	99	103	105	105	125	134	113
1921	111	118	97	101	100	94	123	108
1922	123	135	110	115	115	109	146	123
1923	120	132	107	113	114	76	100	123
1924	113	120	110	110	100	90	109	131
1925	113	121	121	123	112	103	92	139
1926	96	92	103	100	101	89	74	108
1927	102	101	109	105	103	103	90	123
1928	90	82	96	67	70	97	64	86
1929	93	86	85	70	74	110	90	73
1930	105	106	123	114	113	141	117	119
1931	94	86	98	96	79	127	46	102

Table XII. Correlation coefficients for radial growth series from different parts of northern Fennoscandia, see p. 41.

a.	Northern Finland (Ilvessalo)/Utsjoki	r = 0,83 ± 0,05
b.	Northern Finland (Eklund)/Utsjoki	0,80 ± 0,05
c.	Abisko/Utsjoki	0,83 ± 0,05
d.	Karesuando/Utsjoki	0,75 ± 0,07
e.	Kiruna/Utsjoki	0,74 ± 0,07
f.	Sörfold, Norway/Utsjoki	0,63 ± 0,09
g.	Steigen, Norway/Utsjoki	0,46 ± 0,12
h.	Enare (Ilvessalo, A)/Utsjoki	0,88 ± 0,04
i.	Enare (B)/Utsjoki	0,90 ± 0,04
j.	Enare (C)/Utsjoki	0,88 ± 0,04

The coefficients in Table XII are fairly high (a—e) and illustrate the importance of correcting the series by using the regression method. The high values of the coefficients allow us to presume that the *variations in the climate are fairly similar all over the continental part of northern Scandinavia.* The low coefficients (f—g) between the series from the Norwegian coast and the series from Utsjoki are not surprising, as the climatic type on the Norwegian coast is different and *more maritime than central Lapland.* In combining radial growth series from distant places (for instance, from other continents) we must use great care, as shown by this example.

In his paper »Dendrochronology in Alaska» Giddings presents some radial growth series of Alaska spruces (*Picea canadensis* Mill. and *Picea mariana* Mill.?) from the Alaska Range, White Mountains, and other mountain sites of the timber-line (tables 3 and 4 in Giddings 1941) and from the coastal sites (tables 5 and 6, l.c.). I have tried to correlate these series with series of *Picea excelsa* taken from Norway (Ording 1941, p. 182). The correlation between the Alaska coast series (table 5 by Giddings l.c.) and the Norway coast series was r = —36, and the correlation between the Alaska mountain series (table 3 by Giddings) and the same Norwegian series r = —23 (48 years, 1890—1937). Using the *Pinus silvestris*-series from the Norwegian coast (Ording l.c., p. 155) the correlation with the Alaska mountain series is r = 14. The correlation between the above mentioned Alaska mountain series and my Utsjoki-series was r = —18 (table 3 in Giddings l.c.) and 16 (table 4 in Giddings l.c.). Thus, *the correlation between the Alaska series and the Scandinavian series seems to be non-existent*, which is, of course, not surprising. Compare the statements by Glock 1941.

(The correlation coefficient for the relation: Alaska mountain series/Alaska coast series (table 3/5 in Giddings) is according to my calculations fairly good, r = 54.)

Between growth series of the same type of climate the correlation coefficients are, however, high. Thus, even a smaller, but carefully applied material gives a picture of the fluctuations in the radial growth of a fairly large area.

The above Diagrams and tables illustrate *the »low period» or the decrease in the radial growth of the timber-line pine in 1901—16.* They also illustrate *the increase in the growth during the last decades, especially in the 1920's.* This increase is verified by observations made at meteorological stations. Thus, for the period 1908—39 tg a for the July temperature in Oulu (Uleåborg) is 0,022, in Sodankylä 0,031 and in Enare 0,060. For the June temperature the corresponding values are 0.028, 0,035 and 0,033, for the August temperature 0,072, 0,092 and 0,084. These values are comparatively high, especially those for August. *Note also the increase in the tg a-coefficient from south to north.* The tg a-coefficients of the temperature-series, however, do not reach the same value as the same coefticients of the radial growth-series. *A small increase in temperature can thus* have a great effect upon growth. We already noticed the exaggerated influence of exceptionally tavourable years, especially on older trees, see above. The relations between growth and climate, between forest evolution and climatic fluctuations are thus perhaps not so direct as we usually believe.

The ordinary and easily ascertainable mean temperature of July seems still to be the best climatic indicator for the radial growth of the pine at the timberline. The July temperature reflects the local character of the northern climate better than other indicators. For instance, the correlation coefficients between the mean temperatures during the summer months in Oulu (Uleåborg) and Enare 1908—37 are the following: June, r = 0,83 ± 0,06, July, r = 0,79 ± 0,07

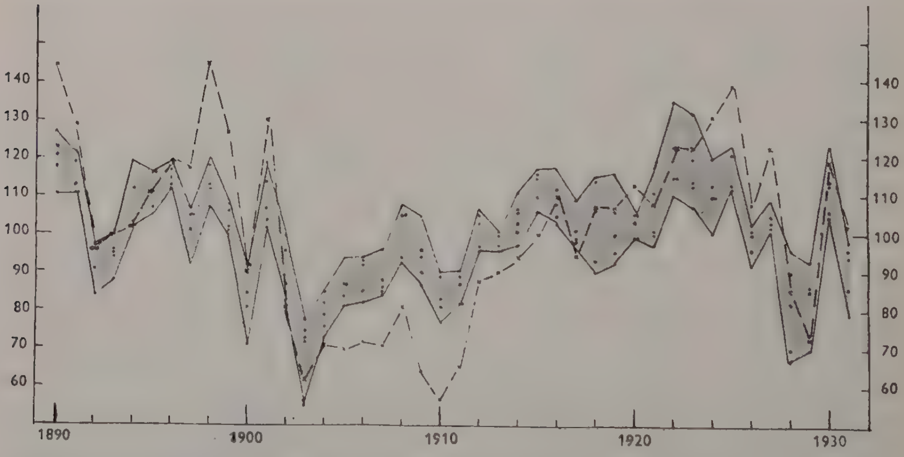


Diagram 3. Synthesis of 5 radial growth series from northern Sweden and northern Finland, according to Erlandsson 1936 (from Abisko, Karesuando and Kiruna), p. 105—107, Ilvessalo 1942, p. 347 and (the same series as by Ilvessalo corrected in different ways by) Eklund 1944, p. 203. Those 5 series are melted together in the grey zone in the Diagram. Before being used the series have been reduced to tg $\alpha = \pm 0$, compare table XI. The dashed line shows the Utsjoki series, reduced in the same way for the same period 1890—1931 (Erlandssons series go to 1931). The »bad period» is evident in the Diagram, but especially the positive period 1916—1927. In 0,01 mm.

and August 0,81 ± 0,05. Thus, the July temperature shows the slightest correlation coefficient, which means that this »indicator» in some measure shows the local climate more clearly than the other indicators mentioned. Thanks to the short summer in the far north, the July mean temperature almost coincides with the number of days with temperatures extremely favourable for growth.

The distance between the river valleys in Utsjoki, where the material used above was collected, and the meteorological stations in northern Lapland, is too great to admit of any conclusions being drawn regarding the extent of

Table XIII. The correlation between some climatic indicators and radial growth, according a) to ERLANDSSON 1936 and b) to HUSTICH-ELFVING 1944.

a) Karesuando temper.	VI/	radial growth of Karesuando pine	0,29 ± 0,13
» »	VII/	—»—	0,70 ± 0,07
» »	VIII/	—»—	0,24 ± 0,13
» »	VI-VIII/	—»—	0,65 ± 0,08
» maximum temp.	>+ 19°/	—»—	0,60 ± 0,09
» » »	>+ 18°/	—»—	0,59 ± 0,10
rainfall	VI—IX/	—»—	—0,19 ± 0,13
b) Sodankylä temper.	VI/	radial growth of Utsjoki pine	0,14 ± 0,17
» »	VII/	—»—	0,54 ± 0,12
» »	VIII/	—»—	0,31 ± 0,16
» rainfall	VI/	—»—	0,08 ± 0,17
» »	VII/	—»—	—0,24 ± 0,16
» »	VIII/	—»—	—0,08 ± 0,17

Table XIV. The correlation between the series in Table VII and IX and the average July temperature in Sodankylä and Enare.

Series Nr.	Sodankylä	Enare	Series Nr.	Sodankylä	Enare
1	0,44	0,33	12	0,43	0,38
2	0,51	0,43	13	0,55	0,48
3	0,58	0,50	14	0,49	0,42
4	0,50	0,45	15	0,67	0,61
5	0,55	0,53	16	0,56	0,51
6	0,47	0,46	17	0,46	0,41
7	0,49	0,40	18	0,52	0,50
8	0,66	0,59	19	0,56	0,61
9	0,50	0,48	20	0,40	0,32
10	0,55	0,47	IX, B	0,59	0,52
11	0,60	0,50			

The standard error coefficients above vary between ± 0,09 (Sodankylä, series Nr. 15) and ± 0,16 (Enare, series Nr. 20).

the influence of the climate upon growth. The highest correlation coefficient was obtained between the mean temperature of July in Sodankylä and the radial growth series 15 (Table VII) from Utsjoki, $r = 0{,}67$ (for Enare $r = 0{,}61$). ERLANDSSON (1936) has obtained somewhat higher coefficients, cf. Table XIII and XIV. The radial growth of the pine is, however, not a simple consequence of the temperature of the summer months in which the annual ring in question is formed. The correlation between the radial growth and the mean July temperature is fairly good, but the following factors must also be considered (see the author's papers 1944 and 1945 re *the lag in the radial growth*):

1. The temperature during the previous year, *i.e.* the amount of reserve nourishment stored which influences the radial growth of the present year.

2. The assimilation area or leaf surface, *i.e.* in the case of the pine the length and amount of needles (the variations from year to year were shown above).

3. The formation or ripening of the fruit. »Abundant production of seeds causes a reduction of the radial growth during the seed year . . . The probable cause of the reduction is that the nutrients, in the first place, are used for the production of fruits, so that the cambial initials are inadequately nourished» (ANTEVS 1925, p. 124). This sounds logical but the statement has not yet been sufficiently demonstrated or proved. In regions where the climatic influence is not extreme the pine seed years are very regularly recurrent. This causes perhaps a periodic reduction of nutrients, which would otherwise be used for radial growth. Re the correlation between different kinds of growth in pines and the formation of cones, see below.

Using different combinations of climatic indicators (temperature of the present and previous summer months, rainfall in the summer, solar radiation and the approximate quality of »ripening years», see HUSTICH 1945), somewhat higher coefficients than those above mentioned were obtained, up to $r = 0{,}65 \pm 0{,}1$.

The negative or indifferent effect of the precipitation on the growth of the Scotch pine in the North is clear, according to i.a. ERLANDSSON 1936. The influence of the solar radiation is not easy to discover. The influence of the ripening of the cone on radial growth is easier to ascertain farther south, cf. TOVSTOLES (1938).

Compare also investigations by WALLÉN 1917 and KOLMODIN 1935.

In HUSTICH-ELFVING 1944, p. 12 Dr. ELFVING made an interesting regression analysis using the material in table VII above. Using the formula

$$X_0 = b_{01} X_1 + b_{02} X_2 + \ldots . b_{06} X_6 \qquad (4)$$

he obtained for X_0 = the standard series in table IX, A, the following regression equation

$$X_0 = 1{,}00 + 0{,}014\ (T6—11{,}2^\circ) + 0{,}070\ (T7—15^\circ + 0{,}051\ (T8—11{,}7^\circ) + 0{,}0032\ (N6—56{,}1\ \text{mm}) + —0{,}0011\ (N7—68{,}8\ \text{mm}) + 0{,}0000\ (N8—60{,}3\ \text{mm})$$

where T6—T8 are the temperature series for June—August and N6—N8 the precipitation series for June—August. Re the development of the interesting analysis, cf. the above-mentioned paper, p. 12—14.

Also *the »Nachwirkung» or the lag in the radial growth* was analysed by Dr. Elfving in our paper mentioned above. A comparison between the climate and growth series, shows that the poorest radial growth usually takes place the year *following* a really unfavourable summer. Dr Elfvings method of analysing the »lag» is perhaps of interest also for growth analyses of other kinds. The lag exists also in the series in table VII, but its influence is, as Dr. Elfving has shown (l.c., p. 16) not very great.

*

To check the values obtained above for the radial growth of pines at the timber-line in Utsjoki the author collected in July 1945 a material of 106 increment cores from trees of about the same size on the same forest sites and of the same forest types as those mentioned above, p. 33. A material of 66 increment cores, excluding younger trees than those of the age class 50 (at DBH) was selected and is shown in table XV. The correlation coefficients of those series compared with the standard series (= *s* below) in Table IX (A) are as follows (period 1890—1939):

Series	XV,1/s	r = 0,88	Series	XV,6/s	r = 0,81
»	2/s	0,86	»	7/s	0,77
»	3/s	0,55[1]	»	1—7/s	0,91
»	4/s	0,89	»	Pulmanki/s	0,86
»	5/s	0,81			

The correlation between the material in table XV and the material previously collected is astonishingly high. This is especially the case with the correlation (0,91 ± 0,024) between the series 1—7 (58 increment cores) in Table XV and the standard series, and proves that the material of the 148 increment cores in Table VII gives a fairly good picture of the general growth conditions and variations in 1890—1939 in Utsjoki. The Pulmanki series in table XV is very small (8 cores) but significative, r = 0,86 ± 0,036. This material is from the isolated pine forest on the south side of Lake Pulmanki (Polmak) in the north-eastern corner of Finland, one of the northernmost pine forests in Europe. The series in Table XV are not reduced to tg $\alpha = \pm 0$, the material is the average of ordinary measurements.

---

[1] The low correlation between XV, 3 and the standard series (r = 0,55 ± 0,10) is due to the fact that 1) there are only 3 increment cores in series XV, 3 and 2) the radial class compared with the age class is too small, owing to the extraordinarily poor growth of those three trees.

Table XV. Radial growth series from Utsjoki and Pulmanki 1945.

Year	1	2	3	4	5	6	7	1—7	Pulm.
1890	101	152	60	145	174	126	154	131	100
1891	115	144	53	126	127	112	113	113	96
1892	81	103	40	84	80	66	84	77	74
1893	72	104	43	84	82	70	90	78	86
1894	99	114	50	96	100	78	104	91	105
1895	99	125	43	110	102	76	107	95	100
1896	85	124	40	118	107	80	120	96	94
1897	82	129	37	102	100	74	116	91	89
1898	102	164	77	143	135	114	171	129	114
1899	101	160	63	124	117	84	127	111	106
1900	77	114	60	84	77	68	81	77	80
1901	114	174	83	134	142	122	151	131	98
1902	68	106	67	77	105	70	99	85	70
1903	54	76	67	54	70	40	59	60	57
1904	52	104	73	86	115	68	97	85	60
1905	69	109	40	81	92	60	106	80	56
1906	80	125	47	85	107	72	107	89	50
1907	70	120	40	82	97	62	99	81	59
1908	80	137	73	97	112	82	127	101	73
1909	63	106	47	75	77	68	96	76	63
1910	60	94	47	57	55	48	69	61	45
1911	73	100	53	61	60	52	77	68	56
1912	86	125	53	89	115	82	103	93	65
1913	90	125	53	90	107	70	99	89	71
1914	104	141	63	100	117	66	100	99	70
1915	104	152	63	102	132	82	114	107	79
1916	113	161	60	108	122	74	124	109	89
1917	91	149	47	94	100	72	104	94	86
1918	107	152	47	100	97	74	120	100	105
1919	116	159	53	104	112	72	120	91	90
1920	121	154	60	108	110	84	131	110	123
1921	123	154	73	108	142	90	114	101	105
1922	122	162	77	119	147	104	123	122	104
1923	140	151	80	126	152	118	137	129	103
1924	156	179	80	133	187	114	150	143	125
1925	166	185	87	141	167	138	149	147	146
1926	126	170	70	113	117	114	123	119	120
1927	134	180	70	126	132	112	139	127	151
1928	98	134	70	90	105	90	99	98	107
1929	74	115	73	73	95	74	79	83	80
1930	126	141	90	120	142	116	127	123	125
1931	111	161	93	110	140	116	134	123	100
1932	96	150	83	107	128	118	114	114	80
1933	97	148	83	111	122	100	129	113	104

Year	1	2	3	4	5	6	7	1—7	Pulm.
1934	123	149	87	133	157	130	166	135	114
1935	103	130	90	102	107	104	117	108	116
1936	90	101	90	89	102	84	91	92	94
1937	123	138	107	111	152	124	127	126	123
1938	103	114	83	94	125	84	103	101	114
1939	108	106	87	94	125	82	106	101	96
1940	77	116	73	79	95	68	76	83	93
1941	126	130	103	110	145	96	136	121	124
1942	118	118	87	93	115	72	104	101	109
1943	113	117	70	83	105	78	109	95	110
1944	108	116	67	90	107	70	114	96	116
Increment cores	9	8	3	22	4	5	7	58	8
Age class	51— 100	51— 100	101— 125	101— 125	101— 125	126— 150	126— 150	51— 150	72— 185
Radial class	51— 100	101— 150	51— 100	101— 150	151— 200	101— 150	151— 200	51— 200	70— 135

The regression coefficient for the »new» Utsjoki series (=1—7 in Table XV) is tg α = 0,065 (period 1890—1939; M = 102,1, i = 9 and σ = 20,7). Tg α for the standard series in Table IX, A, was 0,068. The resemblance is striking.

In the new series we find that the average for the years 1940—44 is 0,99 mm, the average of the 5 years before (1935—39) 1,05 mm. *A small*

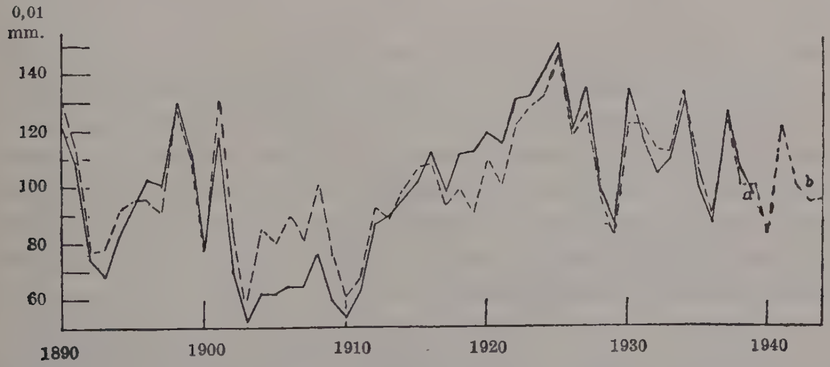


Diagram 4. To check the value of the standard series (see Diagram 2) the »new» Utsjoki-series (p. 47) is marked with a line of dashes on the same Diagram. a = the standard series, b is the »new» series collected 1945. The resemblance is good.

decrease in the size of the annual rings is thus to be seen in the years, 1940—44. Diagram 4 shows the new Utsjoki series compared with the standard series (IX, A).

*

The influence of the climatic cycle on the growth at the polar timberline in 1890—1944 seems to be satisfactorily shown in diagram 4. A comparison with growth series of pine from other parts of Fennoscandia shows that this climatic development, shown in diagram 3 and 4, seems to be, at least to some degree, the same everywhere in the continental parts of Fennoscandia.

The standard deviation (σ) varies in the different series. But the variation coefficient (= % σ/M) is of more interest. It shows how much the annual variations in the radial growth differ from the average radial growth of the series in question.

In the 20 series mentioned in Table VII, the variation coefficient in 50 years (1890—1939) varies from 18 % to 34 % (average 25 %). For the standard series the variation coefficient is the same, viz. 25 %.

For series from northern Sweden (ERLANDSSON 1936) mentioned above, the variation coefficient is 19 %, 30 % and 26 % (series c—e in table X), on an average 25 %. For series from northern Norway (Table X, f—g), the variation coefficient is 30 % and 31 % respectively.

For the series A—C in Table X (the 40 increment cores obtained by the second national forest survey from Enare) the variation coefficients are very high: 43 %, 39 % and 35 % respectively. The variation coefficient in the series from Pulmanki (Table XV, Pulm.) is 25 % and for the »new» Utsjoki series (table XV) 20 %.

Thus, 25—30 % seems to be the average for the variation coefficient in northern Fennoscandia in the period 1890—1939, showing that the annual fluctuations in the climate are easier to be seen in the growth phenomena in northern countries. I should like to call this variation coefficient the *climatic hazard coefficient* for the growth (1947). It increases from south to north.

Using the material collected during the second national forest survey (ILVESSALO 1942) the author has obtained the following climatic hazard coefficients for growth in thickness of pine and spruce in southern and northern Finland:

	Southern Finland		Northern Finland	
	M (0,01 mm)	% σ/M	M (0,01 mm)	% σ/M
Pine	103,6	18	71,2	23
Spruce	119,0	12	71,5	20

The value for northern Finland, including here the country north of 65° N, fairly well coincides with the value 25—30 % obtained by the author for the northernmost series of tree growth.

The author also obtained a climatic hazard coefficient of the same size (26 %) for a crop series (rye) from northern Finland (cf. HUSTICH 1947). In southern Finland the climatic hazard coefficient is lower, about 11—15 %, (l.c.).

VII. The flowering of the pine at the forest-limit.

It is not easy to discover a decrease in the flowering intensity on higher latitudes. The flowering intensity at the forest-limit is fairly high, whereas the formation of valuable seeds is very irregular.

RENVALL has studied more closely the distribution of male and female flowering (1914, p. 83, 93, 110, 119 etc.) in different stages of one single pine and reaches i.a. the following conclusions: The intensity of flowering is inversely related to the age or the order of the branch. The main branch and the primary branch have always a higher tendency to female flowering. The male flowering is of relatively higher intensity the older the branches are. Between the »flower quality», the length of the annual shoot and the length of the needles there is no real connection, which, according to RENVALL, means that the flowering does not seem to depend on the annual variations of the assimilation area.

Of 475 pines examined by the author in 1939 at the forest-limit, only 10 % seem to have been »sterile» in 1939. Of these 475 trees 417 had male inflorescences, 245 of those showing »rich male flowering». Of 441 pines more closely investigated in 1939, 365 trees had female inflorescences in 1938 (the great flowering year in the north). Of 122 trees occasionally investigated in 1940, 114 trees had cones developed from the 1938-flowering, 79 of these 122 trees had female inflorescences in 1939 and 83 trees in 1940. Of 26 closely investigated trees in April 1941 in Utsjoki, in the absolute periphery of the pine-limit, 25 trees carried cones from 1938, 18 from 1939 and 10 female inflorescences 1940. Many hundreds of cones of the flowering year 1938 could in 1940 be seen also on solitary small pines at the forest-limit. *As far as the author knows, there seems to have been no years without flowering at the pine-limit.* But in 1938 the flowering intensity was uncommonly rich. The »Equisetiformis»-pines (cf. RENVALL 1912, p. 16), which usually have male inflorescences only year after year, suddenly showed female inflorescences in 1938. The reason was the favourable summer of 1937. Annual shoots with both ♀- and ♂-inflorescences were more common in 1938 than in many earlier years. See Fig. 5.

One feature characteristic of the pine at the timber line is the irregular flower succession on the branches (Hustich 1940). The influence of the interior factors on the growth and flowering of the pine is more prominent in regions where the climatic variations are less pronounced than at the forest-limit. But at the forest-limit, the flowering »rhythm» depends entirely on the climate in the summer. This conclusion seems natural when examining the alternation of ♀- and ♂-inflorescences in single branches. Of course, sometimes one may find that one single pine branch has female inflorescences 13 successive years, but *usually ♀- and ♂-inflorescences alternate and the character of the alternation shows clearly the influence of the climate. In the flowering, thus, the same »over-accentuated climatic effect» described above in radial growth, will be noted.*

Table XV shows the alternation of male and female inflorescences and of »sterile» shoots on pines at the forest-limit in Utsjoki. The material comprises 160 branches (1940). On each branch the quality of the flowering was noted each year 1934—1940. Below the annotations are worked out so as to show the changes from year to year. Only branches which had infloresceņses in at least one of the years 1934—40 are included. The expression »change of flowering quality» in Table XVI shows the 16 different ways in which the flowering quality may change on one single branch from year to year.

Table XV. The flowering succession on 160 branches of pines in Utsjoki.

Change of flowering quality	1934—35	1935—36	1936—37	1937—38	1938—39	1939—40	Number
♀→♀	22	5	3	30	36	23	119
♀→♀♂	3	—	—	2	1	2	8
♀→s	3	43	2	7	41	22	118
♀→♂	—	2	—	—	9	1	12
♀♂→♀	—	—	—	1	4	—	5
♀♂→♀♂	—	—	—	—	3	4	7
♀♂→♂	—	4	—	—	7	2	13
♀♂→s	—	6	—	—	4	2	12
♂→♀	2	—	4	6	—	3	15
♂→♀♂	4	—	—	5	2	3	14
♂→♂	46	21	19	14	24	28	152
♂→s	2	42	9	2	3	8	66
s→♀	26	—	33	49	10	13	131
s→♀♂	3	—	1	11	2	9	26
s→♂	17	4	8	16	2	12	59
s→s	32	33	81	17	12	28	203

Note. ♀♂ means ♀- and ♂-inflorescences on the same annual shoot. s = »sterile» the year in question.

The following change of the flowering quality is below termed *positive*:

♂ → ♀, ♂ → ♀♂ (♀ → ♀♂), s → ♀, s → ♀♂, s → ♂,

while the following succession is regarded as *negative*:

♀ → ♂, ♀♂ → ♂, (♀♂ → ♀), ♀♂ → s, ♀ → s, ♂ → s.

Table XVI gives a summary of Table XII, showing the relation between the different years with regard to positive or negative changes in flowering quality.

Table XVI. The change in flowering quality on 160 branches of pine.

Change in flowering quality	1934—35	1935—36	1936—37	1937—38	1938—39	1939—40	Number
positive	55	4	46	89	17	42	253
negative	5	97	11	10	68	35	226
stable	100	59	103	61	75	83	481

The relation between stability and change of flowering quality is, according to Table XVI about 1 : 1 (481/479), a relation which may be due to a single change. Also the relation between negative and positive changes in the flowering quality is about 1 : 1 (226/253), as also between male and female inflorescences (345/351).

The higher or lower summer temperature in the previous year results in positive or negative changes in the flowering quality. Tables XV and XVI show clearly that 1936 and 1939 were years with »negative» flowering, 1935 and 1938 years of positive flowering. Note the wealth of female inflorescences

Table XVII. The flowering of the pine at the forest-limit in 1934—40. (Annotations of 1940.)

	a				b		
	♀	♂	♀♂	s	♀	♂	s
1934	28	54	—	78	28	54	78
1935	50	63	10	37	60	73	37
1936	5	32	—	123	5	32	123
1937	39	27	1	93	40	28	93
1938	87	29	18	26	105	47	26
1939	48	42	8	62	56	50	62
1940	39	43	18	60	57	61	60
	296	290	55	479	351	345	479

Note. The ♀♂-inflorescenses are in b included in the columns of ♀ and ♂.

in 1938. Table XVII shows the fact in a simpler way. As it includes some extreme years this table is of another and, possibly, of a more typical character than the tables compiled by RENVALL (l.c.).

*

During the summer of 1945 the author made some complementary notes on the flowering of the pine. It is difficult to go further back than 8—10 years in counting the flowering quality, the marks of the ♂-inflorescences being difficult to notice. The material in Table XV consists of 65 branches on different

Table XVIII. The flowering quality on 65 branches of pines at the forest-limit 1935—44 (Annotations of 1945).

Flowering quality	1944	1943	1942	1941	1940	1939	1938	1937	1936	1935
♀^{3} …………	1	—	4	—	—	—	2	—	—	—
♀^{2} …………	5	—	9	—	2	3	12	1	—	6
♀^{3} …………	20	16	20	7	19	23	32	19	6	29
♂♀ …………	5	—	7	—	1	1	3	—	—	—
♂♀^{2} …………	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—
♂ …………	7	8	18	7	13	9	3	2	—	—
s …………	26	41	6	51	30	28	9	34	28	5

Table XIX is arranged similary to Table XVII using the material in Table XVIII.

Table XIX. The flowering of the pine at the forest-limit 1935—44 (notes made in 1945).

	a				b		
	♀	♂	♀♂	s	♀	♂	s
1935 ……	35	—	—	—	35	—	—
1936 ……	6	—	—	—	6	—	—
1937 ……	18	2	—	34	18	2	34
1938 ……	46	3	3	9	49	6	9
1939 ……	26	9	1	28	27	10	28
1940 ……	21	13	1	30	22	14	30
1941 ……	7	7	—	51	7	7	51
1942 ……	33	18	8	6	41	26	6
1943 ……	16	8	—	41	16	8	41
1944 ……	26	7	6	26	32	13	26

Note. As we see, the values for 1935—37 in Table XIX must be uncertain. The difference between ♂-flowering and »sterile» shoots can hardly be distinguished with certainty more than 8—10 years back.

pines. It is published here for the control of the Tables XV—XVII. The sign ♀^{3} indicates that there were 3 ♀-inflorescences on the same annual shoot, the sign ♀^{2} 2 ♀-inflorescences etc. ♂♀^{2} indicates that the annual shoot in question showed besides the ♂-inflorescence two ♀-inflorescences. Branches sterile during the whole of the period 1935—44 are not included in Table XV.

Table XIX clearly shows that *1938 was the great flowering year in the last decade.* Table XIX confirms the fact that 1935 was a good and 1936 a poor flowering year. 1942 seems to have been a very good flowering year at the forest-limit, according to Table XIX. 1935, 1938 and 1942 are prominent maximum years not only in flowering intensity, but also, as Table IV shows, with regard to the growth in length of the annual shoots. This direct correlation between flowering and growth in length is interesting.

The two series, Tables XVII and XIX, can be combined using in both series the same maximum ♀-flowering intensity, 1938 = 100. We then obtain *the following, comparatively correct estimation of the flowering intensity in the period 1934—44 at the forest-limit in Utsjoki* (a is the series in Table XVII, b is Table XIX):

	1934	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944
a.	26	57	4	38	100	53	54	—	—	—	—
b.	(23)	(71)	(12)	35	100	55	45	14	84	32	64

The series show that as far *as the flowering intensity is concerned, 1937* (after the flowering year 1935), *1940* (after the flowering year 1938) and *1944* (after the flowering year 1942) *were, if other conditions were fulfilled, good seed years at the pine-limit* in Utsjoki. The fact that the above two series coincide very well allows us to use this simple method of measuring the flowering intensity also in other localities.

Tirén (1935) has shown the alternation of flowering years and »years of rest» in the flowering of the Norway spruce. Also in the pine such years of rest seem to exist; they are, however, not so clearly apparent as in the spruce. One must, however, also remember the difference in the anatomical structure of the inflorescenses of spruce and pine and their different situation on the twigs.

This table also shows the intensity of the flowering in 1938 at the forest-limit. During favourable years also very low, 10 cm, seedlings may flower, but it is uncertain if those young pines form germinative seeds, cones are at any rate formed. 10—30 cm pine seedlings in Utsjoki are in general 12—15 years old. At this age the pine commences to flower also in more southern regions, (cf. Sylvén 1916, Büsgen-Münch 1927) but the height of the pine is then at least 2—3 m.

Re the flowering of young pines in the north some notes are compiled in Table XX.

Table XX. Flowering of 168 pine »seedlings» and young pines in Utsjoki.

Height cm	Number of pines	Number of ♀-flowering pines		
		1935—37	1938	1939
10—30	58	1	1	1
31—50	51	1	11	1
51—70	24	1	7	—
71—90	5	—	1	—
91—110	15	3	8	—
111—130	15	3	5	—
	168	9	33	2

The unusually warm summer of 1937, thus, caused ♀-flowering 1938 also on very young pines. Of 376 seedlings and young plants (—3 m) in favourable localities in Enare and Utsjoki 191 showed female flowering in 1938. Only one of the 168 pines in Table XX had male inflorescences. Of the above-mentioned 376 young pines 13 only had male inflorescences.

VIII. The regeneration of the pine at the forest-limit in Utsjoki.

Map 4 shows localities at the forest-limit in Utsjoki where 2 or 3 year old pine seedlings (the age refers to the year 1940) were found in 1939 and 1940. Thus, seedlings of pine, apparently originating from the seed year 1937 (flowering year 1935) could be found at the outermost periphery of the pine-region. The author has earlier (1940) given a more detailed description of some of the localities where spontaneously growing pine seedlings were collected in 1939. Around the solitary pine trees in the Tana river valley, outside the timber-line proper, 2—3 year old pine seedlings were also found 1940.

No marked difference between the development of the pine seedlings found in the forest region proper and at the timber-line could be established, nor between seedlings from Utsjoki or Enare respectively, as the following Table (XXI) shows:

(The 2—3 year old pine seedlings from Enare were slightly more developed than the seedlings from Utsjoki, but the differences were insignificant.)

Also in 1945 young pine seedlings (4—5 year old) were found at the timber-line in fairly large quantities. There is therefore no reason to establish any »generative» or »vegetative» forest-limit as far as the pine-forest in Utsjoki is concerned, see above.

See Fig. 6—11.

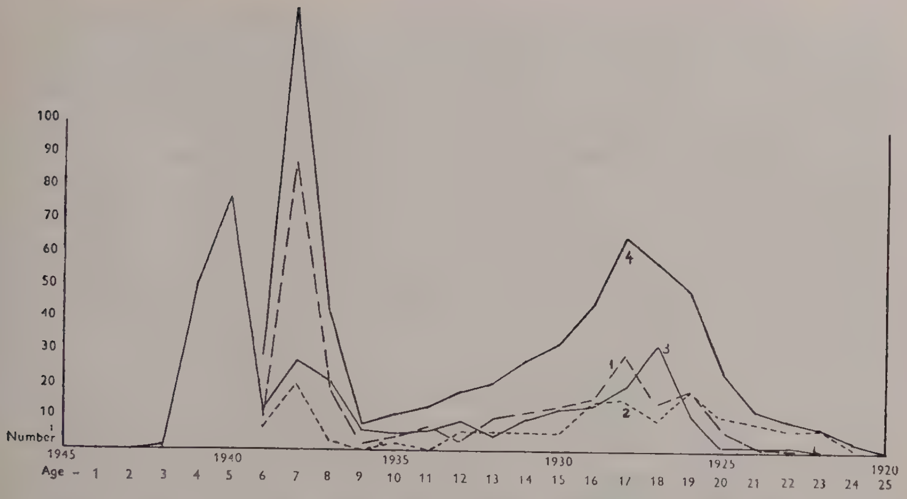


Diagram 5. The age of pine seedlings from Utsjoki, according to measurements in 1939 (1), 1940 (2) and 1945 (3). In line 4 the measurements mentioned are summarized. Compare p. 58. Note the maximas (1945 = 0) in the age class 17—19, 7 and 4—5, thus showing at least 3 good regeneration years at the timber-line in Utsjoki.

Table XXI. Seedlings from Enare and Utsjoki.

	Seed-lobe number (average)	Length (in cm)	Length of first year needle (in cm)	Number of seedlings measured
From the timber-line	4,4	1,34	1,12	100
From the forest-region	4,4	1,37	1,23	100
From Utsjoki	4,2	1,37	1,00	106
From Enare	4,5	1,34	1,53	106

The regeneration of a forest depends on many factors. The flowering years are mentioned above. The seed year of the Scotch pine in the north occurs two years later. Many facts show that a rich *flowering year* or a good *cone year* is not the same as a good seed year, cf. RENVALL 1912, HAGEM 1917 and EIDE 1932. And, a good *seed year* is not the same as a good regeneration year. The only possible way to get an idea of the real *regeneration years* is to count the living seedlings in a forest or in this case, at the timber-line. Diagram 5 and Table XXII show the results of the author's investigations on three different excursions, in 1939, 1940 and, after the war, in 1945.

The counting of annual rings on the cross-sections of young pine seedlings in the north is, however, very difficult. The author measured the age by means of a microscope (90 x), examining every seedling or young pine included in Table XXII at least twice. Nevertheless, I believe that the figures in Table

XXII are not exact. They show the *tendency*, however. After counting annual rings on some 1.000 pine seedlings two or three times the difficulties are evident . . . Many seedlings are quite impossible to determine in this respect as the growth at the timber-line is slow and irregular. Cf. the corresponding experiences of RENVALL (1912, p. 101), LAKARI 1915 and LASSILA 1920.

Table XXII. Age of 747 pine seedlings at the forest-limit in Utsjoki.

Age	Year	Collection 1939	Collection 1940	Collection 1945
1	1944	—	—	—
2	1943	—	—	—
3	1942	—	—	1
4	1941	—	—	51
5	1940	—	—	77
6	1939	10	7	12
7	1938	88	20	27
8	1937	19	3	21
9	1936	2	—	6
10	1935	4	2	5
11	1934	7	—	6
12	1933	3	6	9
13	1932	10	6	5
14	1931	12	6	10
15	1930	14	6	13
16	1929	16	15	14
17	1928	30	16	20
18	1927	15	10	33
19	1926	19	19	12
20	1925	7	16	2
21	1924	2	9	2
22	1923	1	7	2
23	1922	1	7	—
24	1921	1	1	1
25	1920	1	—	—

Diagram 5 shows more clearly the variations from year to year. The age measured in 1939 and 1940 has been corrected to show the presumable age in 1945. The table and the diagram show that there have been *at least three good regeneration years since 1920.* Note the maxima in the age classes 4—5, 7 and 17—19. In spite of the difficulty of fixing the correct age, there seems to be no doubt about the existence of those 3 regeneration years. Comparing the data in the previous chapter we find that the age classes 4—5 and 7 are easily confirmed; they belong to the exceptionally good female flowering years 1938 and 1935. And the maximum in the age classes 17—19 is due to the favourable years 1924—25.

It is possible that the author, when collecting the material of seedlings in 1939, observed the youngest pine seedlings more carefully than in 1940 and 1945. Nevertheless it was astonishing to notice how much more prominent this age class was in 1939 than in 1945. In the author's opinion this illustrates the heavy reduction of the youngest pine seedlings due to unfavourable climatic conditions. The correctness of this interpretation of Table XXII can only be verified in carefully watched test areas under natural conditions.

Table XXII appears to some extent to confirm the fact pointed out by RENVALL and others (cf. LASSILA 1920), of a fairly regular dormancy of pine seeds in the north. Without doubt, 1940 was an exceptionally good seed year, much better than 1941. Nevertheless, the age class 4 (1941) is very well represented in Table XXII. The dormancy theory may help to explain this fact. Moreover, Table XXII and Diagram 5 show that *every year there have probably been some germinative seeds in the cones also at the timber-line.* The statement that there were at least 3 good years in the 25 years and a smaller quantity of germinative seeds on the Scotch pine at the forest-limit nearly every year, is contrary to the opinion expressed by RENVALL (1912) and HAGEM (1917). Every year one can find female inflorescences and cones on the pines. But there are great variations in the number of viable seeds. One seedling here and there does not regenerate the forest in the north. The picture RENVALL gives of the forest in Enare and Utsjoki is different from the author's, re the occurrence of seedlings and age classes. *The only explanation is the »improvement of the climate» in the last decades, described above.*

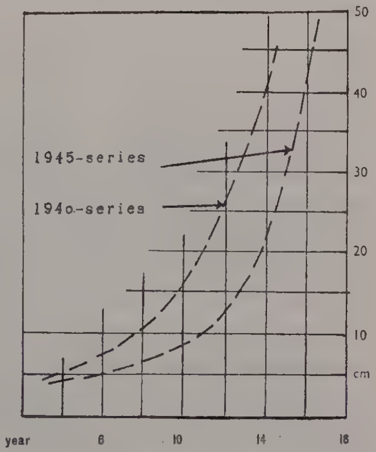


Diagram 6. The approximate relation between length and age of the pine seedlings measured in 1940 and 1945. Note the »slow-down» in 1945.

The *growth in height* of the pine seedlings is, as may be expected at this latitude, rather slow, yet somewhat better in 1930—40 than in RENVALL's time. Stagnation of growth in height is still noticeable at the age of 15 years. According to a smaller material 1940 the average height of seedlings 5—9 years old is about 10 cm, 10—12 years 18 cm, 13—15 years 43 cm and 16—21 years 65 cm. In south Finland the pine in good sites may reach 7—8 m in its 20th year. The average diameter in the north of pines 20 years old is about 2 cm. Compare Diagram 6.

The *radial growth of pine seedlings* at the forest-limit is in the first years not less than the radial growth of seedlings in southern latitudes. The relatively good growth in thickness of pine seedlings on the mountain slopes in Utsjoki and Enare (HUSTICH 1940) obviously is due to the greater light intensity in the north. In the summer months the light time in Utsjoki at Lat. 70° is 20days (of a light duration of 24 hours) longer than at Lat. 60°, see the author's paper (1947).

The *growth of the annual shoots of the pine seedlings* varies in accordance with the climatic conditions during the different years. The continuous natural increase in the growth of young seedlings from year to year will, of course be noticed when comparing the measurements.

The growth of the annual shoots on those pine seedlings may often show a decrease of 30 % (sometimes 50 %) in one of the subsequent years, even when no outward disturbances (insects, fungi) are noticeable. These great differences between growth in different years are typical of the northern forests, cf. also SMIRNOV's observations from Kola (1936).

Table XXIII shows the length, radial growth and length of the needles of 30 seedlings taken from the collection in 1940, age 9—19 years, height 15—64 cm. The table may serve as a complement to the author's earlier notes (1940); the seedlings are from different parts of the pine-limit in Utsjoki.

The needles remain on the seedlings about 5 years, in exceptional cases 7—8 years. The below table shows the average needle length on 80 seedlings collected in 1939 (series a) and on 24 seedlings collected in 1940 (series b). The age was 10—20 years, the height 20—60 cm.

	1939	1938	1937	1936	1935	1934
a.	2,11	2,97	2,98	2,27	2,73	(2,69)
b.	2,18	3,28	3,19	2,30	2,65	3,16

1936 and 1939 are minimum years, cf. above p. 31.

Table XXIII rather clearly confirms the above statements about the maximum years 1935 and 1938 and the minimum year 1936 of longitudinal growth of the annual shoots. The table also shows the fairly clear »jump» in radial growth from 1936 to 1937. In needle growth the years 1934 and 1937—38 appear as maximum years.

The seedlings mentioned above are all from the transition zone between the forest and the tree line in Utsjoki. If we study *the distribution of the seedlings around the solitary trees it seems evident that the seedlings always occur near the trees, about 25—30 m seems to be an approximate maximum, 10 m the average.*

As a rule we find only a few (1—10) seedlings round solitary pines, rarely 10—50 (100?). Around one pine at the tree line near Mierashjärvi in Utsjoki valley, I found 74 pine seedlings, < 5 m from the trunk. Of those 74 seedlings 65 were 4—7 years old, 4 12—14 years, 2 15—16 and 3 18—20 years old. In

Table XXIII. 30 pine seedlings from Utsjoki (1940).

Age 1940	Diameter mm	Annual length increment, mm						♀-flowering	Annual radial increment, 1/100 mm						Needle length, mm						Height cm
		1939	38	37	36	35	34	1938	1939	38	37	36	35	34	1939	38	37	36	35	34	
9—10	5	49	42	31	—	—	—	—	30	34	15	8	8	—	21	35	29	—	—	—	17
12	6	26	21	14	25	—	—	—	30	17	18	15	18	10	20	25	25	20	—	—	19
12	4	26	29	20	20	26	15	—	17	13	12	8	15	13	16	20	25	17	22	33	19
13	5	34	30	30	37	—	—	—	37	17	28	22	28	18	19	30	30	25	—	—	26
13	8	43	47	28	20	—	—	—	34	20	22	10	13	6	31	34	32	21	—	—	25
13—14	6	21	35	18	17	29	18	♀	35	34	37	22	18	20	20	33	32	20	25	25	23
14	10	85	61	40	29	35	20	—	27	24	27	24	30	17	30	45	45	—	—	40	39
14—15	4	55	45	26	24	10	—	—	25	25	22	13	8	12	20	36	38	25	31	—	24
14—15	5	45	53	23	30	43	33	—	34	28	22	25	18	15	22	37	32	17	27	27	39
15	11	57	73	35	57	56	25	♀	43	41	64	41	43	45	24	41	39	29	39	—	42
15	10	56	61	46	32	20	22	♀	77	52	43	27	30	34	18	25	28	18	21	21	36
15	5	48	31	23	15	20	—	—	59	27	30	17	17	10	22	22	26	17	21	—	28
15	8	65	79	30	31	43	16	—	61	34	20	27	17	—	29	40	36	20	29	41	37
15	6	42	70	30	35	26	20	—	49	17	8	24	8	13	17	29	29	17	24	33	32
15	10	51	61	43	27	24	—	—	67	55	55	20	25	20	20	21	24	20	19	—	37
15—16	7	66	95	43	30	25	—	♀	36	34	45	25	22	18	22	37	38	32	31	—	—
15—16	10	85	85	69	50	46	40	—	37	30	50	25	30	20	20	30	32	21	21	—	53
15—16	6	28	32	18	22	30	20	—	22	26	22	15	18	17	26	28	16	20	—	—	25
15—16	12	135	148	44	45	72	35	—	69	84	77	51	41	37	36	63	61	32	31	—	71
16	10	85	90	49	29	43	30	—	80	61	43	32	27	27	24	40	32	20	27	25	54
16—17	12	70	86	51	56	37	—	—	51	37	45	33	41	29	21	36	31	25	29	—	42
16—17	11	81	81	44	34	59	45	♀	29	43	50	17	26	26	16	35	36	22	28	36	52
16—17	8	80	82	30	35	30	—	—	71	61	41	13	17	25	18	31	28	21	31	—	35
16—17	9	75	39	20	30	58	20	—	59	47	41	34	38	17	31	40	30	22	25	51	43
17	5	35	40	24	27	28	32	—	68	43	22	22	17	—	23	34	27	21	35	—	32
17—18	13	74	73	45	38	60	30	♀	65	34	47	18	17	26	18	31	31	25	24	—	53
17—18	10	75	80	51	45	50	40	—	53	49	50	34	22	26	23	30	35	22	20	30	46
17—18	10	71	61	50	32	34	37	—	37	43	39	26	30	32	17	26	32	24	26	22	43
18—19	13	76	69	48	28	49	49	♀	59	63	55	26	47	51	21	37	35	22	26	—	61
19	12	75	101	44	58	67	40	♀	55	59	47	34	20	25	16	30	32	22	28	27	64

Pulmanki the seedlings around the solitary pine trees were very few, one or two, but generally not a single one.

Pine seedlings located more than 500 m from the nearest pine in the mountain region in the north are very rare. I have come across only 4 such cases in northern Fennoscandia.

Re the distribution of pine seeds from the trees in open and dense forests etc., compare the papers by HEIKINHEIMO 1932 and 1937, which are of fundamental importance. Cf. also the investigation made by JONES of the distribution of seeds of the Douglas Fir (1945).

Table XXIV gives an idea of the occurrence of pine seedlings in some test areas: *a* and *b* are from the pine heaths near Tsarsjokka (Kevujoki), *c* is from the pine ridges between Linkkapahta and Tsarsjokka in the Kevujoki valley, *d* from pine terraces near Kevujoki, *e* from a sandy terrace near Madsjokka (Kevujoki valley), *f* from a pine slope near Utskaidas (near Kevujoki) and *g* from the birch region with solitary pines near Mantojärvi, Utsjoki valley.

Table XXIV. Pine seedlings in some test areas in Utsjoki.

Area in hectare Age class	*a* 0,5	*b* 0,01	*c* 0,005	*d* 0,02	*e* 0,01	*f* 0,01	*g* 0,01
3—5	36	8	50	9	10	5	—
6—8	6	4	1	2	6	2	4
9—12	9	2	2	1	—	6	—
13—15	7	1	3	2	2	7	4
16—20	21	5	21	12	6	9	4
21—23	—	—	1	—	1	1	—
	79	20	78	26	25	30	12
Number of seedlings on 0,01 hectare	1,6	20	156	13	25	30	12

The areas in Table XXIV are all of the *Cladina*-type (with scattered *Empetrum*). The table shows the variation in the number of seedlings in different areas. It is thus *quite impossible to generalize these test areas.* The table illustrates the varying conditions for regeneration at the periphery of pine forests. Farther south the conditions are more equal in larger areas. The age of the seedlings in Table XXIV were microscopically tested. Because some of them were difficult to determine (the seedlings mentioned are only partly included in Table XXII) the age classes in the above table are very vague.

It was interesting in 1945 to see the small differences in size between the seedlings of the age classes 6—8 and 3—5. One could hardly, without careful examination, see any difference in height and diameter between the two categories. It was obvious that the promising 2—3 year seedlings noticed in 1939—40 did not develop into good seedlings later on. The reason may have been the cold winter 1939—40 or the rather unfavourable summer in 1940.

Re the flowering of pine seedlings and of young pines, see the previous chapter.

Pine sowing and cultivation has been carried out in the Utsjoki valley on governmental initiative, i.a. in the following localities: in 1925 at Onnela, in 1927 at Mantojärvi and Kaavanvaara, in 1928 at Ollila and in smaller quantities in other places, in 1930 at Kaavantaipale and after 1931 almost every year in smaller areas. The places mentioned above are situated north of lat. 69°30′ and along the Utsjoki river and near the Tana river.

According to information given by forest ranger O. TAPIOLA (see Mr. HIILIVIRTAS report, cf. p. 26) 210 hectares were sown in 1924—36. Of those 43 hectares have been successful. 14,8 hectares were planted with 53.900 seedlings grown in the small nursery near Mantojärvi in the Utsjoki valley. On an area of about 4,8 hectares the cultivation was a comparative success. This result must be considered positive in view of the very northern site of the cultivations.

Fig. 12 originates from Ollila, where, according to information received by Mr TAPIOLA, 41 kg seeds of Scotch pines from Kemijärvi at the Arctic circle were sown in 1928 on the snow crust covering about 30 hectares of a sandy ridge. The seedlings in the picture are about 80—160 cm high and 12 years old (in April 1941). Some of those had flowered in their tenth year. The longitudinal growth in the years 1934—44 of 5—17 year old pines at the Ollila cultivation was as follows (cm):

1934	1935	1936	1937	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944
7	10	9	8	17	21	13	15	21	12	15

The results of the pine cultures in Utsjoki have so far not been closely examined.

Re the regeneration of the pine in Utsjoki HIILIVIRTA is pessimistic. He states, nevertheless, that there are 275.938 about 10 year old pine seedlings in Utsjoki parish, or 102 per hectare. This estimation is based on sample plots in different parts of the river valleys and the result is applied for the whole area. The value is, however, too exact.

Near the boundary of Utsjoki parish there are pine cultivations at Näätämö (Neiden) near the Norwegian frontier, made by Dr. A. RENVALL in 1914—15, see Fig. 13. KALELA (1939, p. 256—7) made the following Table XXV (p. 64) from these cultivations showing the provenience, the percentage of healthy seedlings, the percentage destroyed by *Phacidium*, etc.

The comparatively inexpensive method of *sowing pine seeds on the snow crust in the spring* should be more exploited in the vast areas in the north. The *rodents* would in certain years, destroy most of the seeds. (see Fig. 14). Thus, Forest officer A. PARVIAINEN in Utsjoki mentioned to me in April 1941 that the rodents (especially *Lemmus lemmus*) in 1938, the great lemming year, destroyed all the pine seeds sown in Karingasnjarga in W-Utsjoki. Neverthleless, sowing on the snow crust, for instance 1—2 years after the lemming years,

Table XXV. The status of young pine seedlings of the cultivation in Näätämö (Kalela, l.c., table 86).

Year of cult.	Provenience	Healthy pines, %	*Phacidium*-damaged strongly, %	Height in cm in					Dry terminal shoot, in 1930, %
				1930	1931	1932	1933	1934	
1914—15	Ätsäri (64°) ...	11	22	52	62	74	83	91	30
»	Rovaniemi (66°)	28	7	90	105	120	133	143	19
1922—23	Simo (65°)	44	1	—	—	23	29	37	5
»	Kolari (67°) ...	79	—	—	—	11	15	21	1

These observations, made by Kalela, show that the southern proveniences have difficulties at these latitudes.

which in the north occur fairly regularly (about every 4th year) would certainly give results, but the sowing must be done on a greater scale than has been the case at the timber-line. The method is inexpensive and especially practical in the vast mountain birch region in Utsjoki. The pine seedlings grow fairly well, sheltered from the strongest wind by the scattered mountain birch bushes.

IX. The correlation between the flowering, the fruit formation and the vegetative growth of the pine at the forest-limit.

Above the author gives a statistical account of the length of the annual shoot, the radial growth, the length of the needles and the flowering of the pine. The main intention is to show the annual alternations of growth phenomena depending on the climate. We must, however, have a deeper knowledge of the physiological processes in the shoot development and of the awakening of the cambial activity to understand the true relations between climate and growth.

Diagram 7 gives a summary of the material described above. The diagram shows i.a.:

a. *The maximum in the intensity of female flowering coincides with the maximum in growth in length.*

b. The correlation between the growth in length of the annual shoots and the growth in length of the needles is unclear.

c. The relation between radial growth and the growth in length of the needles seems to be direct.

d. *The maximum in the growth in length sets in the year after the maximum in radial growth and thus in the summer after the favourable summer, see p. 32.*

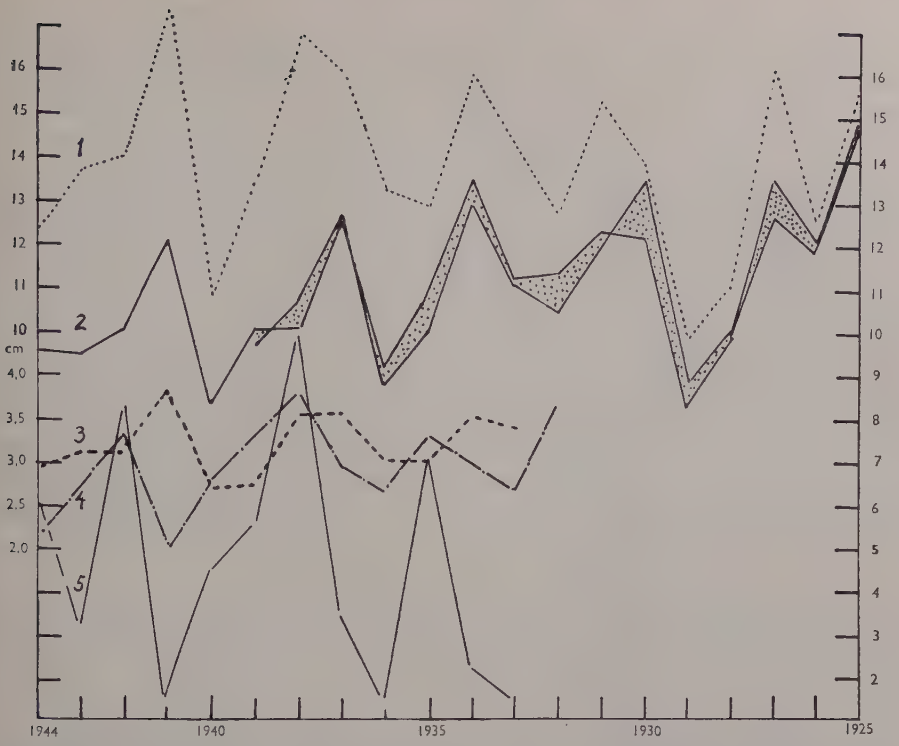


Diagram 7. Synthesis of the different growth phenomena compared with the July temperature in Enare in 1925—1944. 2 = radial growth of the standard series of 1939 and the new series of 1945 dotted together. 3 = the needle growth (compare p. 31), 4 = the growth in length of the annual shoots (p. 29) and 5 = the relative quantity of female flowering (p. 55) at the polar timber-line in Utsjoki. The scale to the right shows radial growth (in 0,1 mm) and relative quantity of ♀-flowering; the scale to the left shows at the top C⁰ and also the scale (in cm) for length and needle growth.

In 1945 the author, as *a purely methodological outline,* made an attempt to compare the radial growth and the length growth with the total growth of wood (cubic) in the tree in the same period. The material used, was, unfortunately, very unadequate, especially as regards the length growth. Using numbers in Table XIII, HUSTICH 1945, we get the following correlation coefficients for the period 1921—40 (alt. when the temperature of the previous year is concerned, 1920—39):

The very poor material in Table XXVI seems to show that the correlation between longitudinal growth and radial growth of the pine is non-existent. The correlation coefficient for the longitudinal growth and the radial growth in the previous year is (using the same material as in HUSTICH 1945) 0,44 ± 0,17. The correlation between the longitudinal growth and the July

Table XXVI. The correlation between radial growth, growth in length, growth in cubic of the pine in Utsjoki-Enare and the mean temperature in Sodankylä.

	Growth in length	Radial growth	Cubic growth	July temperature
Growth in length	—	0,09 ± 0,22	0,72 ± 0,11	0,23 ± 0,21
Radial growth	0,09 ± 0,22	—	0,63 ± 0,14	0,86 ± 0,06
Cubic growth	0,72 ± 0,11	0,63 ± 0,14	—	0,61 ± 0,14
July temperature	0,23 ± 0,21	0,86 ± 0,06	0,61 ± 0,14	—

temperature of the previous year seems to be very positive, r = 0,71 ± 0,11. The same fact is clearly shown in diagram 7. The coefficients for the relations longitudinal growth/cubic growth and radial growth/cubic growth are about the same, 0,72 and 0,63 respectively (note the great standard error coefficient; the period is 20 years only). The coefficient for the relation cubic growth/July mean temperature is, in spite of the long distance between the place where the material was collected and the meteorological station, fairly good, r = 0,61 ± 0,11.

Only a detailed investigation of the relationship between cubic growth and climate could show the real value of the growth calculation tables used by the foresters.

The growth in length of the annual long shoots of the pine is mainly an automatic elongation process. The same on a very small scale, however, applies to the short shoot also. After the elongation of the short shoots the secondary meristem of the needles is developed. The growth of the needles is thus comparable, to some extent, with the radial growth phenomena.

The flowering too is in some degree an elongation process. The female flowering of the Scotch pine in the north comprises three growth seasons, the male flowering only two. The growth in length as well as the number of needles developed in the following year and the quality of the flowering depend on the differentiation of the cells in the buds for the following growth season. The radial growth, on the contrary, is a cambial process. There is therefore a fundamental difference in the growth phenomena. This explains the character of diagram 7. The amount of the *reserve nourishment* of the previous year influences perhaps each growth process in a different degree.

The following may serve as a preliminary summary of the relations between the flowering and the vegetative growth of pine. The expression *n* indicates a certain year.

The year n. In June—July the cell differentiation processes take place in the bud for the following growth season.

The year n + 1. In March and April inner changes take place in the buds, reduction and tetrad divisions occur in the buds with »flower» initials. In May in S-Finland and in June in N-Finland the inflorescences develop. The pollination happens at the end of May or beginning of June, at the forest-limit in Utsjoki at the very end of June. The visible development of the female inflorescences from the top of the bud to the pollination stage is relatively rapid. After the pollination (or independently?) the female inflorescences bend downward, their petioles grow longer and the dark red colour of the spring changes into greyish brown. The whole cone seems dry and immobile, only about 2—3 weeks after the first visible signs of female flowering appeared.

The annual shoot begins its visible growth at the end of May and reaches its liveliest period in June (July in the north). The radial growth is liveliest in July, the needle growth in July and the beginning of August. In the new buds, developing in June—July, new cells differentiate, see above. In August the surplus assimilation products are to a high degree used for reserve nourishment.

The year n + 2. In April and May the fertilization of the female cone takes place. After the fertilization the cone grows from a length of 8—9 mm to about 3—4,5 cm, forming the green cone of the second year. At the forest-limit in Utsjoki this process is finished about middle of July. This process is fairly swift and is finished in about the same time as the annual shoot reaches its definitive length for the year. Reserve nourishment is probably used for the development of the second year cone.

The year n + 3. In the spring, April to June, in Finland the ripe pine seed is distributed from the cone, whose first development took place in the year *n*, see above.

During the first part of the spring the important generative processes occur, while May—June is devoted to the cell elongation proper. July—August is the time for the cell differentiation and the formation and storage of reserve nourishment.

The more favourable the summer of the year *n* is, the longer is the annual shoot[1]) in the year *n + 1.* The longer the annual shoot, the larger is probably the needle surface or the assimilation area in the summer of the year *n + 1.*

---

[1]) This is a fact in the temperate zone where the temperature is the dominating factor, and water is always available in the spring. In countries where the growth is mainly dependent on the precipitation, the length growth reaches maximum in the same year as the radial growth. This entitles the presumption that, at the desert border, the annual variations in cubic growth must be greater than in the north. Consequently a climatic fluctuation in the direction of a drier and warmer climate must be relatively more dangerous for the forest in the south than favourable for the forest in the north. This theory will be developed by the author in another paper.

A warm summer in the year *n* causes increased radial growth and increased storage of reserve nutrition, which has a general influence on the growth in the following year; cf. the *lag* in the radial growth mentioned above, p. 47.

During a favourable summer a predominance of assimilation in relation to the dissimilation occurs, a tendency which at the forest-limit is strengthened by favourable light conditions.

My observations in the summer of 1945 (with bicarbonate solution and cresol red) showed that also 3—6 year old needles continue to take part in the assimilation process in the late evening with the sun still over the horizon at 11 P.M. The result of these favourable light conditions is an increased C/N quota (carbohydrates/nitrogenous substances). A surplus of carbohydrates seems to further the formation of flowers.

»Growth depends on available water and the various elements needed for synthesis of protoplasm, while differentiation is conditioned mainly by carbohydrates. If growth is checked by some means (e.g. by reduction of water or nutrient supply to the top) which does not impair photosynthesis, then the carbohydrates formerly used in protoplasmic synthesis accumulate and serve as raw materials for differentiation» (BURKHOLDER 1936, p. 123).

A favourable summer, which in the north involves a combination of high temperature and small precipitation, leads moreover to a lively assimilation, and to some degree also to a reduced supply of water and consequently to a reduced supply of mineral and nitrogenous substances. The result is an increased quota of C/N. This schematic expression seems, at least to some extent to explain the rich flowering after warm summers, which are usually fairly dry in the north.

However, the meristematic differentiation going on in the bud is one physiological process, the later development another. »A low ratio of carbohydrates/nitrogenous materials appeared to be characteristic for growing points. Conditions favourable for flower initiation may not be favourable for fruit formation, because, following fertilization, the young fruit acquires the chemical character of growing point and absorbs proportionaly greater amounts of nitrogen» (BURKHOLDER, l.c.).

This is an important reason for distinguishing clearly between the different years, n, $n + 1$, $n + 2$, in the formation of the cone in investigations of the influence of the climate on the reproduction of the pine.

The differentiation of the tissues within the seemingly inert bud is, on the whole, an unknown process. Nevertheless it marks the climax in the annual periodical development of the plant. Physiologically it is to be considered the most intensive process of the plant, cf. WENT a. o. BURKHOLDER (l.c., p. 142), putting together pieces of information from different sources, writes: »In order to explain the behaviour of the fertilized ovary as a growth center, the suggestion has been made that hormones may be concerned in the establishment of a metabolic gradient. Too few facts are known as yet to permit the formulation of a sound physiological explanation for the morphologically well known story of reproduction».

The differentiation in the bud takes place during the part of the summer when the assimilation is at its liveliest. The differentiation process requires a higher temperature than the growth in length, *i.e.* the elongation, the initial temperature of which may be remarkably low for some plants (note the growth through snow). *The more favourable the summer, the higher is the C/N ratio. The consequence seems to be, according to the observations above, p. 51, at least in the pine a predominance of female flower initials in relation to male flower initials.* The inner reason for this change in the flowering quality is unknown.

The quality of the flowering does not depend on temperature only. The age of the branches of the pine is of importance, as RENVALL has shown, (1914), see p. 51. But the influence of the climate at the forest-limit causes great changes in the flower quality, in a manner which well bears out what has been said above re the C/N ratio.

One of RENVALL's statements was that »die weibliche Blutenbildung in den verschiedenen Sprossordnungen eben dieselben Mengenverhältnisse befolgt wie die Erzeugung vegetativer Knospen (l.c., p. 150)». And in the following quotation RENVALL touches upon an important complex of problems: »Man könnte sich vorderhand ebenso gut einfach vorstellen dass die weibliche Blutenbildung immer und nur dann einstellt, wenn die Knospenerzeugung des Jahrestriebes überhaupt eine gewisse Grenze überschritten hat. Je mehr der Jahrescharacter die »Neigung» der verschiedenen Individuen und die vegetative Tätigkeit der einzelnen Zweige des Baumes die Knospenerzeugung überhaupt begünstigt umso reichlicher mussten dann auch die Knospen in weibliche Bluten übergehen» (l.c. p. 153).

It looks, however, as if RENVALL had simplified this important problem too much. The number of buds in a region without a particularly extreme climate follows, on the whole, the same rules as the intensity of the female flowering, viz. the younger a branch, the greater the number of buds. There seems to be a direct relation between the number of »fertile» or »sterile» buds and the intensity of the female inflorescences.

In this connection some sporadic notes on the abundance of vegetative buds in comparison with the female inflorescences on the same shoot may be given. In 31 cases both the number of vegetative buds and the number of female inflorescences on the same pine branches of the second order in 1935—44 were taken note of. (Some of the vegetative buds do not develop to branches.)

The figures indicate the number of shoots. Even in this example with only 31 branches the years 1935, 1938 and 1942 (in accordance with earlier

Table XXVII. Number of vegetative buds and female inflorescences on the same pine branches.

Annual shoot	1944	1943	1942	1941	1940	1939	1938	1937	1936	1935
with 0 or 1 vegetative bud	22	23	19	15	16	18	13	18	9	16
2, 3 or 4 vegetative buds	9	8	12	13	7	8	13	8	6	11
female infloresceses on the same shoots	14	9	20	12	8	17	22	7	5	16

tables in this paper) appear as maximum years for female inflorescenses. And during those years the number of vegetative buds, too, is higher.

»Die Wiederkehr der Samenjahre hängt — von der Zeit an, welche der Baum zur Wiedererfüllung seiner Reservstoffbehälter braucht» (BÜSGEN-MÜNCH 1927, p. 344). As far as the pine is concerned this is not always noticeable. TOVSTOLES (1938) points out that the most evident depression in the radial growth curve for the pine in the Ukraine corresponded to the seed years which appeared with an interval of about three years. Cf. ANTEVS 1925, p. 124.

In the standard series above, p. 39, we recognized the following minimum years:

1893, 1900, 1903, 1910, (1917), (1921), 1929, 1936, 1939, (1940).

These years were, with the exception of 1940, not seed years in the north, the corresponding seed years being 1904, 1911 and possibly 1901, 1922, 1937 and 1940.

The series is too short to establish any certain connection. The minimum in the radial growth coincides with a seed year only partly. But there is a *certain connection between the radial growth-minimum and the ripening year, i.e.* the year before the seed year (the year $n + 2$, see above p. 67). If n indicates a favourable year, the radial growth is high. The storage of reserve nourishment is high, too. And in the year $n + 1$ the female flowering is richer than in normal years. In the year $n + 2$ the female cone seems to need one part of the reserve nourishment, which in other circumstances would possibly be used for the growth in thickness. Thus, a minimum in the radial growth should be expected in the year n + 2 rather than in n + 3, the seed year itself. 1900 was a minimum year in radial growth, 1901 a seed year, 1900 was the ripening year. 1903 was a minimum year in radial growth, 1904 a seed year, 1903 a ripening year etc. In addition the year 1936, a minimum year in radial growth, should be mentioned. In spite of the fairly favourable summer in 1936 the radial growth was poor. The female flowering in the year 1935 was good and, possibly, partly explains the poor radial growth in 1936 (the ripening year of the seed year 1937).

At the risk of generalizing his own experiences, the author, nevertheless, wishes to point out that female cones which stagnate in their development from their first to their second year, are rarely observed. One remarkably seldom notices female cones which have not gone through the usual elongation of the petiole, downward turning and swelling. Equally seldom does one see cones which have not gone through their development into the larger green cone of the second year. Developed cones with seeds of no or very poor value are, however, more common.

Literature.

AARIO, L. 1940. Waldgrenzen und subrezente Pollenspektren in Petsamo Lappland. Ann. Acad. Scient. Fenn. A 54.

AHLMANN, H. W:son. 1939. Glaciärerna som uttryck för en pågående klimatändring. Ymer. Stockholm.

AHLMANN, LAURELL, MANNERFELT. 1942. Norrland. Ibid.

ALECHIN, V. 1930. Karta rastiteljnosti jevropeiskoi tjasti SSR. Leningrad.

ANTEVS, E. 1925. The big tree as a climatic measure. Carnegie Inst. Washington Publ. 352.

—»— 1938. Rainfall and tree growth in the Great Basin. American Geogr. Soc. Spec. Publ. 21.

ARNBORG, T. 1943. Granberget. Norrländskt handbibliotek XIV. Uppsala.

AUER, V. 1927. Untersuchungen über die Waldgrenzen und Torfböden in Lappland. Comm. Inst. Quest. Forest. Finl. 12.

BLÜTHGEN, J. 1942. Die polare Baumgrenze in Lappland. Berlin-Zehlendorf.

BOMAN, A. 1927. Tutkimuksia männyn paksuuskasvun monivuotisista vaihteluista. Acta Forest. Fenn. 32.

BROCKMANN-JEROSCH, J. 1919. Baumgrenze und Klimacharacter. Zürich.

BURKHOLDER, P. 1936. The role of the light in the life of plants. I. The Botanical Review.

BÜSGEN-MÜNCH, E. 1927. Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena.

DOUGLASS, A. E. 1946. Researches in Dendrochronology. Bull. of the University of Utah. Salt Lake City.

EIDE, E. 1932. Furuens vekst og foryngelse i Finnmark. Medd. Norske Skogfors.vesen IV, 15.

EIDEM. P. 1943. Über Schwankungen im Dickenwachstum der Fichte (Picea abies) in Selbu, Norwegen. Nyt Mag. f. Naturv. B. 83. Oslo.

EKLUND, B. 1942. Studier över årsringsvariationerna å Malingsbo fasta provyta nr 1. Svenska Skogsvårdsför.tidskr.

—»— 1944. Ett försök att numeriskt fastställa klimatets inflytande på tallens och granens radietillväxt vid de båda finska riksskogstaxeringarna. Norrlands skogsvårdsför. tidskr.

ELFVING, G. See HUSTICH-ELFVING 1944.

ENQUIST, FR. 1933. Trädgränsstudier. Svenska Skogsvårdsför.tidskr.

ERLANDSSON, S. 1936. Dendrochronological Studies. Data 23. Uppsala.

FRIES, TH. C. 1913. Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden. Diss. Uppsala.

FRÖDIN, J. 1916. Studier över skogsgränserna i norra delen av Lule Lappmark. Lunds Univ. Årsskrift N.F. 2, 13 2.

GIDDINGS, J. L. 1941. Dendrochronology in Northern Alaska. University of Arizona Bull. XII, 4.

GLOCK, W. S. 1941. Growth Rings and Climate. The Botanical Review, vol. 7.

GRIGGS, R. 1937. Timberlines as indicators of climatic trends. Science 85.

HAGEM, O. 1917. Furuens og granens frosaetning i Norge. Medd. fr. Vestlandets Forstl. Fors. Anst. I, 2. Bergen.

HEIKINHEIMO, O. 1920. Suomen metsärajametsät ja niiden vastainen käyttö. Comm. Inst. Quest. Forest. Finl. 4.

—»— 1921. Pohjois-Suomen kuusimetsien esiintyminen, laajuus ja puuvarastot. Acta Forest. Fenn. 15.

—»— 1932. Metsäpuiden siementämiskyvystä. I. Comm. Inst. Forest. Fenn. 17, 3.

—»— 1937. Idem II. Comm. Inst. Forest. Fenn. 24, 4.

HESSELMAN, H. 1904. Om tallens höjdtillväxt och skottbildning somrarne 1900—03. Medd. fr. Statens skogsförsöksanst. 1. Stockholm.

HIILIVIRTA, A. 1941. Forest management plan for Utsjoki district (in Finnish). Report in Department for Forestry.

HUSTICH, I. 1937. Pflanzengeogr. Studien im westlichen Lappland. Acta Bot. Fenn. 19.

—»— 1940 a. Idem II. Acta Bot. Fenn. 27.

—»— 1939. Notes on the coniferous forest-limit in Newfoundland-Labrador. Acta Geographica 7, 1. Helsingfors.

—»— 1940 b. Tallstudier sommaren 1939 i Enare och Utsjoki. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 62, 6.

—»— 1943. De årliga variationerna i tillväxtföreteelser och skördevärden i Lappland. Geografiska Annaler. Stockholm.

—»— 1945. The radial growth of the pine at the forest limit and its dependence on climate. Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol. IX, 11.

—»— and ELFVING, G. 1944. Die Radialzuwachsvariationen der Waldgrenzkiefer. Ibid. IX, 8.

—»— 1947. On variations in climate, in crop of cereals and in growth of pine in northern Finland 1890—1939. Fennia 70, 2. Geogr. Soc. of Finland.

ILVESSALO, Y. 1942. Suomen metsävarat ja metsien tila. Comm. Inst. Forest. Fenn. 30.

JONES, E. W. 1945. The regeneration of Douglas Fir, Pseudotsuga taxifolia Britt., in the New Forest. Journ. of Ecology 33, 1.

KALELA, A. 1937. Zur Synthese der experimentellen Untersuchungen über Klimarassen der Holzarten. Comm. Inst. For. Fenn. 26.

KEEN, F. P. 1937. Climatic cycles in eastern Oregon as indicated by tree rings. Monthly Weather Review. Vol. 65.

KERÄNEN, J. 1934. Lämpöoloista puiden ja eräiden pensaiden kasvupaikkojen pohjoisilla rajoilla Suomessa. Acta Forest. Fenn. 40.

—»— 1942. Lämpötalous ja lämpötila maatalousilmastollisina tekijöinä Suomessa. Terra 54. Geogr. Soc. of Finland.

KIHLMAN, A. O. 1890. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland. Acta Soc. F. Fl. Fenn. 6.

KOLMODIN, G. 1935. Väderlekens inflytande på tallens diametertillväxt. Svenska Skogsvårdsför. tidskr.

KUJALA, V. 1927. Untersuchungen über den Bau und die Keimfähigkeit von Kiefern- und Fichtensamen in Finland. Comm. Inst. Quest. Forest. Finl. 12.

—»— 1929. Untersuchungen über Waldtypen in Petsamo und in angrenzenden Teilen von Inari-Lappland. Ibid. 13, 9.

KÖPPEN, W. 1920. Verhältnis der Baumgrenze zur Lufttemperatur. Meteorol. Zeitschrift 37.

LAITAKARI, E. 1920. Tutkimuksia sääsuhteiden vaikutuksesta männyn pituus- ja paksuuskasvuun. Acta Forest. Fenn. 17.

LAKARI, O. 1915. Studien über die Samenjahre und Altersklassenverhältnisse der Kieferwälder auf dem nordfinnischen Heideboden. Acta Forest. Fenn. 5, 1.

LANGLET, O. 1935. Till frågan om sambandet mellan temperatur och växtgränser. Medd. fr. Statens Skogsförsöksanst. 28. Stockholm.

LASSILA, I. Untersuchungen über die Entstehung und Entwicklung der Kiefernwälder nördlich vom nördlichen Polarkreise. Acta Forest. Fenn. 14, 3.

LEONTJEV, A. M. 1937. Geobotanica, Fasc. II, Acta Inst. Bot. Acad. Sc. URSS. Leningrad.

LINDROTH, S. 1943. Norrlands Skogsvårdsförb. tidskr. Stockholm.

LJUNGNER, E. 1944. Massupphöjningens betydelse för höjdgränser i Skanderna och Alperna. Geographica 15. Uppsala.

LOW, A. P. 1896. Reports on Explorations in the Labrador Peninsula. Geol. Survey of Canada.

LUNELUND, H. 1943. Über Klima und Vegetation in Finnland. Soc. Scient. Fenn. Comm. Phys. Math. XI, 13.

MACDOUGAL, D. F. 1938. Tree Growth. Leiden.

NORDFORS, G. 1924. Om orsakerna till fjällskogarnas nuvarande gleshet. Norrlands Skogsvårdsförb.tidskr. Stockholm.

NÄSLUND, M. 1944. Den gamla norrländska granskogens reaktionsförmåga efter genomhuggning. Medd. fr. Statens Skogsförsöksanst. 33. Stockholm.

ORDING, A. 1941. Årringanalyser på gran og furu. Medd. fr. Det Norske Skogsforsøksvesen 25, 2.

POHLE, R. 1903. Pflanzengeographische Studien über die Halbinsel Kanin. Petersburg.

—»— 1917. Wald- und Baumgrenze in Nordrussland. Z. Ges. f. Erdkunde.

POLUNIN, N. 1937. The Birch »Forests» of Greenland. Nature N:o 3552.

PORSILD, A. E. 1929. Reindeer Grazing in Northwest Canada. Report. Ottawa.

—»— 1937. Flora of the Northwest Territories. Canada Western Northland.

—»— 1938. Earth mounds in unglaciated Arctic Northwestern America. The Geographical Review XXVIII, 1.

RAUP, H. M. 1946. Phytogeographic studies in the Athabaska-Great Slave Lake Region, II. Journ. Arnold Arboretum XXVII.

REGEL, C. 1940. Die Vegetationsverhältnisse der Halbinsel Kola. IV. Repert. spec. nov. regni veget. Dahlem-Berlin.

RENVALL, A. 1912. Die periodischen Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenze. Acta Forest. Fenn. 1.

—»— 1914. Ein Beitrag zur Kenntnis der sog. partiellen Variabilität der Kiefer Ibid. 3, 2.

—»— 1919. Suojametsäkysymyksestä I—VI. Ibid. 11.

RODER, K. 1895. Die polare Waldgrenze. Diss. Dresden.

RODIN, L. E. 1934. Geobotanica, Fasc. I. Acta Inst. Bot. Acad. Sc. URSS. Leningrad.

SAMBUK, F. 1932. Les forêts de Bassin de la Petchora. Leningrad.

—»— and DEDOFF, A. 1934. Geobotanica, Fasc. I. Acta Inst. Bot. Acad. Sc. URSS.

SCHULMAN, E. 1942. Centuries-long Tree Indices of Precipitation in the Southwest. Bull. Amer. Meteorol. Soc. 23.

SERNANDER, R. 1900. Geol. Föreningens Förhandl. 22. Stockholm.

SMIRNOV, L. A. 1936. Geobotanica, Fasc. III. Acta Inst. Bot. Acad. Sc. URSS. Leningrad.

SOČAVA, V. 1927. Traveaux du musée Botanique XXI. Leningrad.

—»— 1930. Ibid. XXII.

SOKOLOVA, L. A. 1937. Geobotanica, Fasc. II. Acta Inst. Bot. Acad. Sc. URSS. Leningrad.

SYLVÉN, N. 1916. De svenska skogsträden. Stockholm.

TANFILJEV, G. I. 1911. Die polare Grenze des Waldes in Russland. Odessa.

TENGVALL, Å. 1920. Die Vegetation des Sarekgebietes. Diss. Uppsala.

TIRÉN, L. 1935. Om granens kottsättning, dess periodicitet och samband med temperatur och nederbörd. Medd. fr. Statens Skogsförsöksanst. 28. Stockholm.

TOVSTOLES, D. 1938. Investigation of Accretion in Pine trees. Journ. Inst. Botanique 16 (24). Kiev.

WAGNER, A. 1940. Klimaänderungen und Klimaschwankungen. Braunschweig.

WALLÉN, A. 1917. Om temperaturens och nederbördens inverkan på granens och tallens höjd- och radietillväxt. Skogshögskolans Festskrift 1917. Stockholm.

WALTER, H. 1936. Ber. Deutschen Botan. Gesellsch. 54.

VE, S. 1940. Skog og treslag i Indre Sogn. Medd. fr. Vestlandets Forstl. Forsøksst. 23.

WIEDEMANN, E. 1925. Zuwachsrückgang und Wuchsstockungen der Fichte in der Sachsischen Staatsforsten. Veröff. d. Forstl. Versuchsanst. Tharandt.

ZINSERLING, G. O. 1934. Geobotanica, Fasc. I. Acta Inst. Bot. Acad. Sc. URSS. Leningrad.

ÅKERHIELM, L. 1940. Tallens sekundära höjdtillväxt. Svenska Skogsvårdsför. tidskr. Stockholm.

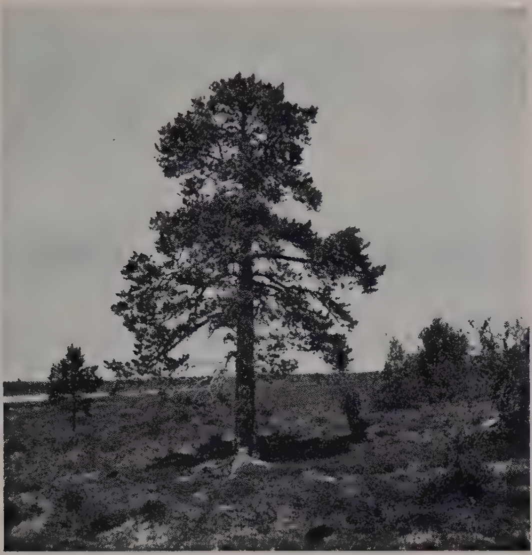


Fig. 1. Typical pine in the »region of scattered pines» near Syysjärvi, south of Utsjoki, about 69°15′ north. Lat. Photo I. H. July 1940.

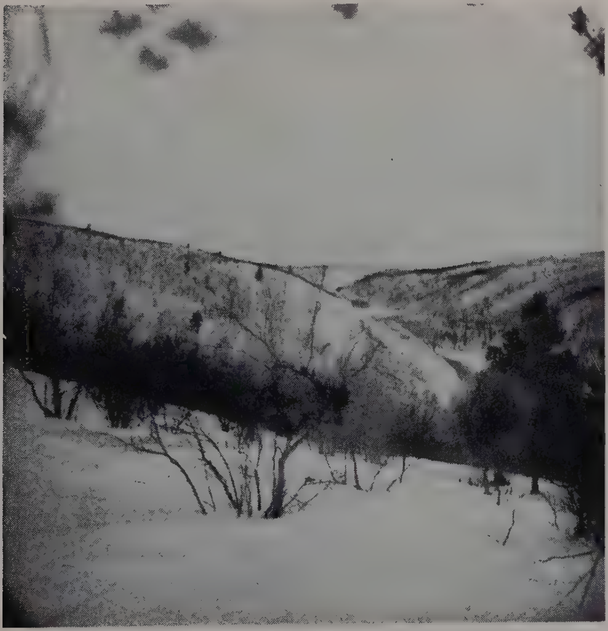


Fig. 2. From Kevujoki Valley in Utsjoki. Scattered pines in the mountain birch region. About 69°40′ north. Lat. Photo I. H. April 1941.

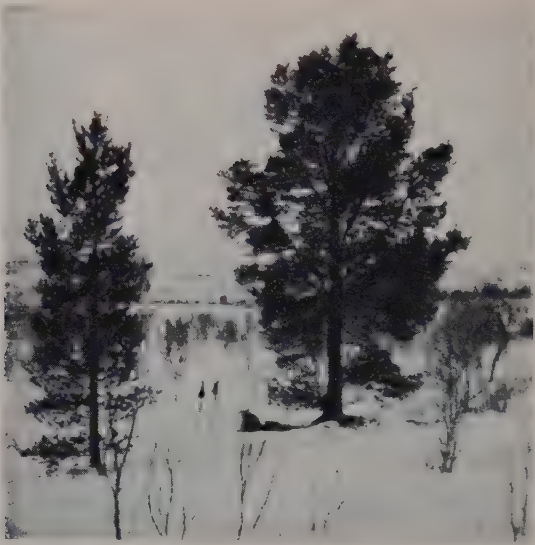


Fig. 3. Two well-grown pines in the mountain birch region plateau at Mierashjärvi, Utsjoki valley. Photo I. H. April 1941.

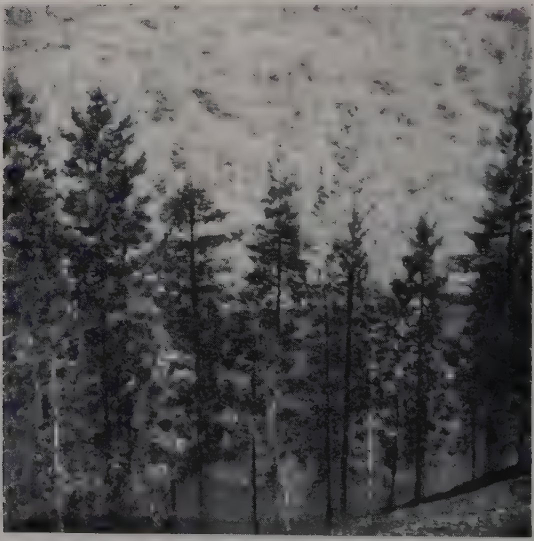


Fig. 4. In sheltered parts of the Kevujoki valleys well-grown young pine forest reaching a height of 14 m. Photo I. H. August 1939.

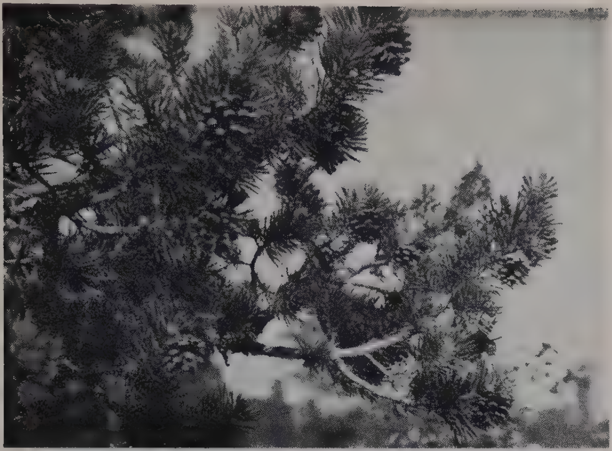


Fig. 5. Detail of pine from Mierashlompolo, Utsjoki, about 69°35′ north. Lat. The richness of cones was remarkable, some branches had cones every year for the last eight years. Near this pine there were many pine seedlings. The cones in the picture from the rich flowering year 1938. Photo I. H. June 1940.

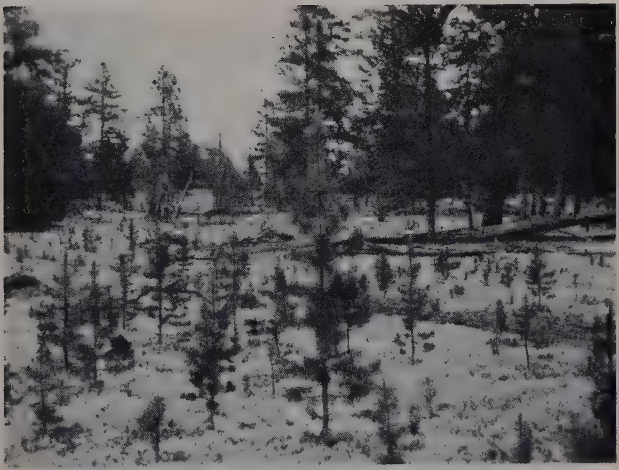


Fig. 6. Good regeneration of the same age class (probably age class 17—19 years in 1945, see p. 57) of pine seedlings from a *Cladina* forest site in Inari. Photo by Forest officer A. HIILIVIRTA.

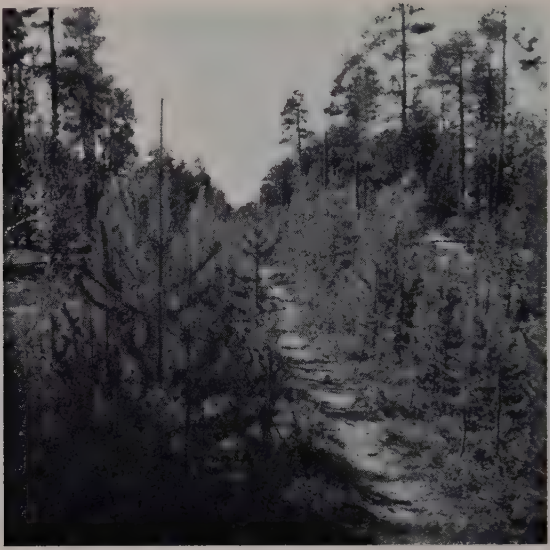


Fig. 7. Good regeneration could always be seen along paths and roads in Inari in 1939—40. From the path between Inari and Menesjärvi, about 68°55′ north. Lat. Photo I. H. June 1939.

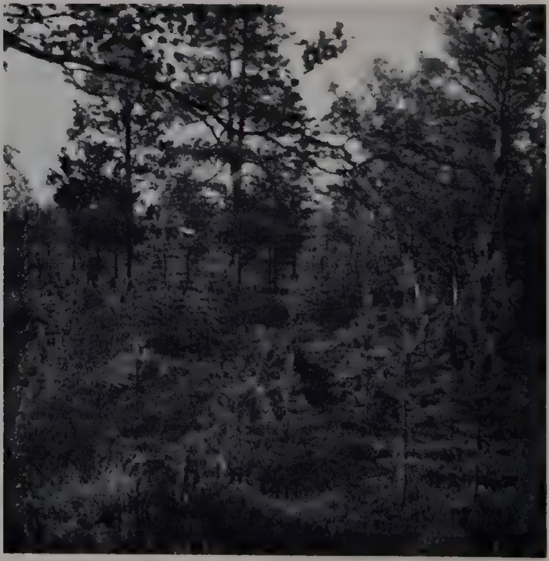


Fig. 8. Good regeneration in places where reindeer feed on the ground near the farms. Kaamanen, Inari, about 69°10′ north. Lat. Photo I. H. July 1939.

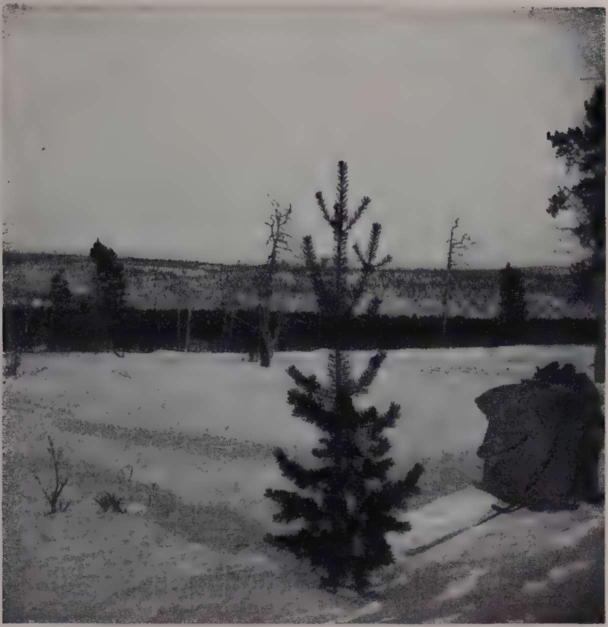


Fig. 9. Well-grown pine seedling on Puksalskaidi between Utsjoki and Kevujoki valleys, about 69°40′ north. Lat. 170 cm high. The contrast between this natural regrowth of good quality and the dying old pines at the tree-limit in the background of the picture is typical of the last decades in Utsjoki and Inari. Photo I. H. April 1941.

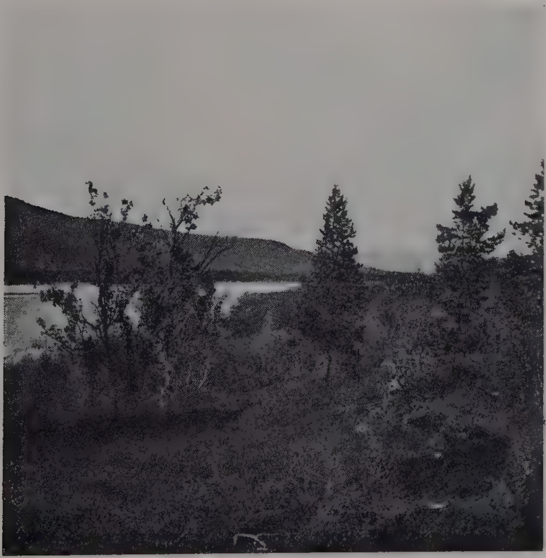


Fig. 10. The northernmost pines on a bank of the Tana (Teno) River (the border between Norway and Finland). Note the pine seedlings in the fore-ground. Near Nuvvus, about 69°40′ north. Lat. Photo I. H. July 1940.

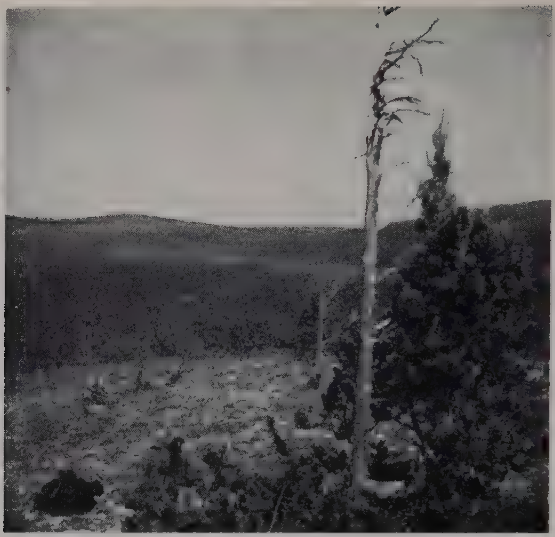


Fig. 11. Pine on the NE slope of Marastotunturi mountains in Inari showing a feature common also in Utsjoki at the tree-limit, i.e. the new formation of fast growing terminal branches. Photo I. H. July 1939.

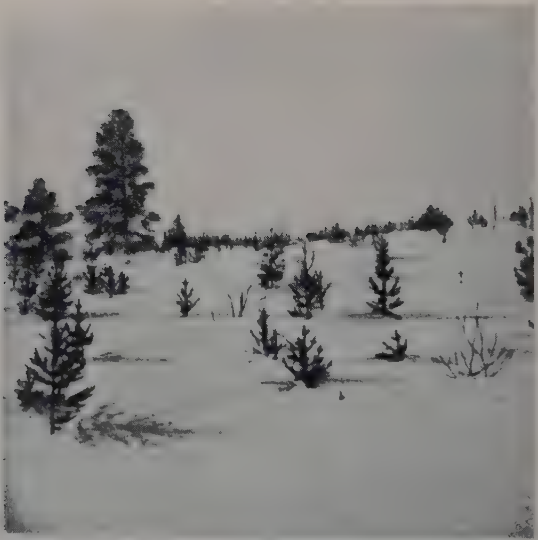


Fig. 12. Pine culture at the forest-limit in Utsjoki valley near Ollila, about 69°40′ north. Lat. Note that the pine seedlings reach above the snow crust without visible damage. Cultivation begun in 1928, compare p. 63. Photo I. H. April 1941.

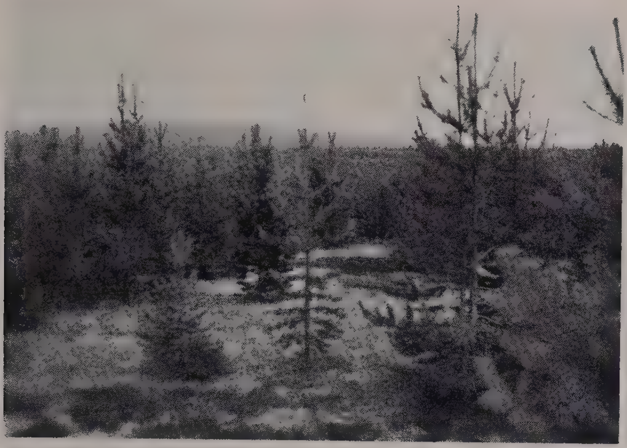


Fig. 13. Pine culture in Näätämö (Neiden). Compare p. 63. Photo by Forest officer A. HIILIVIRTA.

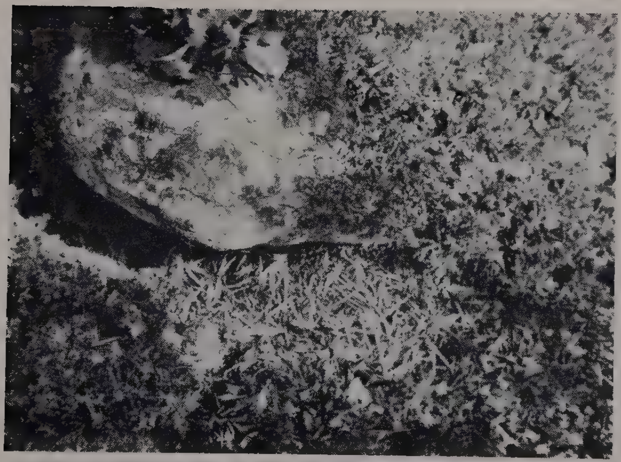


Fig. 14. Damage on birch and pine shoots (2—4 cm.) done by rodents. The shoots have been collected by the rodents between stones etc. The damage was done in 1938, the big rodent year in Finnish Lappland and in the following winter. Mantojärvi, Utsjoki. Photo I. H. August 1939.

ACTA BOTANICA FENNICA 43
EDIDIT
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

NAJAS FLEXILIS IN EUROPA WÄHREND DER QUARTÄRZEIT

VON

A. L. BACKMAN

HELSINGFORSIAE 1948

HELSINGFORS
1948
DRUCK VON A.-G. F. TILGMANN

Inhalt.

Vorwort.

Seite

I. Spezieller Teil 4

A. Das heutige Vorkommen von Najas flexilis in Eurasien 4

B. Interglaziale Funde von Najas flexilis ausserhalb Finnlands 7

C. Postglaziale Funde von Najas flexilis ausserhalb Finnlands 8

D. Postglaziale Funde von Najas flexilis in Finnland 12

E. Nachtrag 25

II. Allgemeiner Teil 27

Literatur 39

Vorwort.

Najas flexilis ist in der Literatur des europäischen Quartärs seit 50 Jahren eine häufig genannte Art. Doch ist sie in dieser Zeit wenig von Botanikern beachtet worden. Allerdings hat HJ. NILSSON schon 1881 eine gute Schilderung ihres rezenten Vorkommens in Europa gegeben. In den 90er Jahren des vorigen Jahrhunderts wurde die Art in einer interglazialen Ablagerung in NW-Deutschland (WEBER 1895) sowie in vereinzelten postglazialen Ablagerungen in Italien (ANDERSSON), Finnland (ANDERSSON, LINDBERG), Schweden (ANDERSSON) und Norwegen (HOLMBOE) gefunden. Gestützt auf die neuen Fossilfunde, die vor allem im zweiten Jahrzehnt dieses Jahrhunderts in Finnland und Schweden gemacht wurden, gab SANDEGREN 1920 eine eingehende Darstellung von *Najas flexilis* in Fennoskandien in der Postglazialzeit. Dieser Aufsatz rief das Interesse für die erwähnte Pflanze wach, die dann fossil auch auf einigen Stellen in Mitteleuropa angetroffen wurde. Im folgenden gebe ich eine Übersicht über alle Fossilfunde aus Finnland und auch das ganze europäische Beobachtungsmaterial, das in der Literatur sehr zerstreut ist und daher den meisten Quartärgeologen und Botanikern unbekannt geblieben ist.

Für zahlreiche Literatur- und Fundangaben bin ich Dr. KARL BERTSCH (Ravensburg), Prof. Dr. HELMUT GAMS (Innsbruck), Prof. Dr. KNUD JESSEN (Kopenhagen), Dr. RAGNAR SANDEGREN (Stockholm) und Prof. PAUL W. THOMSON (Posen) zu Dank verpflichtet. Dr. BROR PETTERSSON hat die Freundlichkeit gehabt, mir mit der amerikanischen Literatur behilflich zu sein.

I. Spezieller Teil.

A. Das heutige Vorkommen von Najas flexilis in Eurasien.

Irland (PRAEGER 1934).

1. Donegal, Kindrum Lough, 4 Meilen SW von Fanad Head.

2, 3. Donegal, Lough Mullaghderg und der ganz nahe gelegene Lough Ibby, beide SW von Bunbeg.

4. W Galway, Lough Cregduff in der Nähe von Roundstone in Connemara (vgl. NILSSON S. 141). — Hier wächst (PRAEGER 1934) *Najas flexilis* sowie u. a. *Elatine hexandra, Nymphaea occidentalis* und *N. alba*, am Ufer finden sich *Eriocaulon septangulare, Lobelia Dortmanna* und *Litorella lacustris*.

5, 6. S Kerry, Glenar; Lough Caragh 30 km W von Killarney. Vgl. NILSSON.

7, 8. N Kerry, Killarney: Lower Lake und Upper Lake.

Schottland.

9. East Perth, Clunie-Loch. NILSSON, DRUCE 1932.

10-12. Mith Perth, Marlee-Loch, Fingash-Loch und White-Loch. NILSSON, DRUCE 1932.

13. South Ebudes. TRAIL.

13 a. »Loch Fada, Colonsay, v. c. 102. 1908. Coll. M. McNeil». W. BELL 1909, S. 400. (Nach Knud Jessen, briefl. Mitteil. 1946).

[Fife und Kinross, Lindores Loch (Deep Lochs) im Jahre 1878 von Dr. Buchanan White und Col. Drummond Hay gepflanzt. WILLIAM YOUNG 1936].

England.

14. Westmoorland. DRUCE 1932.

15. Esthwaite Water, L. Lancashire. DRUCE 1915, S. 76.

16. Dorset. DRUCE 1932.

Deutschland (GUSTAV HEGI 1936).

Mark Brandenburg.

17-19. Paarsteiner und Brodewiner See bei Angermünde; Mahlendorf bei Lychen.

Pommern.

20. Binowscher See bei Stettin (früher).

Westpreussen.

21. Wakunter See im Kreis Flatow.

22. Zlotow nicht weit von der Grenze Ostpreussens (GAWLOWSKA 1935).

Ostpreussen.

23. Dluszek-See bei Gross Bartelsdorf im Kreis Allenstein.

Baden.

24. Gehrenmoos, Untersee (Bodensee) bei Hegne, NW von Konstanz (BAUMANN 1911).

Rheinpfälz.

Roxheim (F. Zimmermann 1889). H. PAUL 1925, HEGI 1936. Nach K. Bertsch (briefl. Mitteilung 1943) wohl falsche Bestimmung.

Schweiz.

25. Schweizer Ufer des Untersees (Bodensee) bei Ermatingen. BAUMANN 1911. Die Art ist auch von K. Bertsch im Sept. 1933 am Ort gesehen worden (briefl. Mitteilung).

26. In einem Altwasser des Rheins bei Ründlingen im Kanton Schaffhausen. Von W. Koch im J. 1923 angetroffen worden. PAUL 1925, BAUMANN 1928; vgl. auch G. KUMMER 1939, der bemerkt, dass die Fundstelle durch Baggerarbeiten bedroht sei.

Lettland.

27. Usma-See (120 km WNW von Riga). »In Luzikerte, auf der Untiefe Luzikkalnins, in 2.5 m Tiefe, wo sie auf sandig-schlammigem Grunde, zerstreut in *Chara fragilis*-Beständen, vorkommt». OZOLINA S. 23.

Russland.

Die Funde Nr. 28—33 nach den von Harald Lindberg im J. 1935 im Botanischen Museum der Akademie der Wissenschaften in Petrograd gemachten Aufzeichnungen, welche Dr. Lindberg mir gütigst zur Verfügung gestellt hat.

28. See Switez, Minsk-Nowogrudok. Leg. Lehmann 1898 (Flora Polonica exsiccata 783, herausgeg. von Dr. E. WOLOSZCZAK). Siehe auch GILBERT (S. 164) und GAWLOWSKA. Nach LEHMANN zuerst (1896) von Wl. Dybowski gefunden.

29. Mohilew, N. Downar (cfr. Bull. Soc. de Moscou 1862).

30. Ingria, Luga. Leg. N. Winter 1926. Grosse, schöne, 20 cm lange Form.

31. Nowgorod, Waldai. Leg. Borodin 1896.

32. Wladimir. Leg. Flerow.

33. Samara, Nowo-Usen. Leg. G. Borsczow 1859.

34. Oberer Dnjepr. KOMAROW 1934, S. 273.

35. Saoneshje, steiniges Tonufer bei Welikaja-guba (Suurlahti) im Onega-See, legit 7. 8. 1870 J. P. Norrlin (NORRLIN 1871, S. 170). Die Art ist im Sommer 1943 von Mag. phil. Hans Luther in einer Tiefe von 2.5—4 m wiedergefunden worden (LUTHER 1945).

36. Päljärvi, 30 km NW von Kontupohja, in einer Tiefe von 1.8—2 m, auf gyttjigem Boden. Gefunden im Juli 1942 von Dr. A. Vaarama (LUTHER 1945).

Während der Drucklegung habe ich in einem russischen Aufsatz von SUKATSCHEW (1905) noch folgende Fundorte angetroffen:

Kreis Waldai.

See Bologoje, 7. 1895, I. P. Borodin.

See Glubokoje gleich S vom vorigen, 9. 7. 1897, I. P. Borodin.

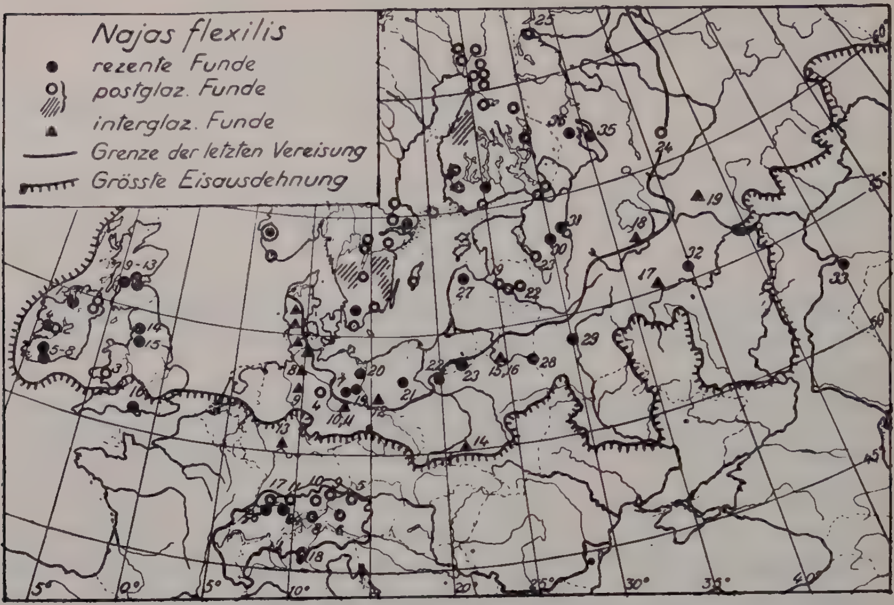


Fig. 1. Die gegenwärtige und ehemalige Verbreitung von Najas flexilis in Europa. — Nachdem der Druckstock für die Karte im Jahre 1944 fertiggestellt wurde, habe ich von folgenden neuen Funden Kenntnis erhalten: die rezenten Funde Nr 13 a in Schottland, Nr 46 in Dänemark und Nr 65 in Schweden, die postglazialen Funde Nr 1 b und 2 b in Irland sowie 4 b, c in Deutschland; ausserdem die im Nachtrag (S. 25) erwähnten Funde in Finnland.

See Piross bei Rjutinsk, 12. 7 und 8. 1898, I. P. Borodin.
See Ljutenets ca 30 km N von Piross, 4. 8. 1898 I. P. Borodin.
See Jedrovo an der Bahnstrecke Bologoje-Nowgorod, 4. 8. 1898, I. P. Borodin.

Kreis Kresttsy.
See Sjtjposno unweit vom Dorf Peretno, 21. 8. 1896, I. P. Borodin.
See Ozerno unweit vom Dorf Perestovo, 13. 7. 1896, I. P. Borodin.

Kreis Vysjnevolotsk.
See Klin, V. A. Transjel.

Finnland.

Tavastia australis.

37. Vesijärvi, in einer bei Lehmoniemi gelegenen Bucht in einer Tiefe von 1—2 Fuss, auf weichem Boden, spärlich unter reichlicher Najas tenuissima. Legit 17. 8. 1864 J. P. Norrlin (Norrlin 1871, S. 126). — Die Art ist später von vielen Botanikern gesucht, aber nicht wiedergefunden worden.

Schweden.

Skåne.

38. Övre Storesjön, Kirchspiel Perstorp, in unmittelbarer Nähe von Fossilfund Nr. 1 bei Sandegren 1941. Einzeln auf kiesigem Steinboden in einer Tiefe von 0.5 m (Lillieroth).

39. Finjasjön, Kirchspiel Brönnestad (Hallberg, Lillieroth).

40. Västra Sorrödssjön, Kirchspiel Rieseberga. Sehr reichlich auf weichem Boden in einer Tiefe von 0.5 m (Lillieroth).

41 a. Västra Ringsjön (Nilsson, Lillieroth).

41 b. Östra Ringsjön in einer Tiefe von etwa 1 m (Hallberg).

Uppland.

42. Hederviken, spärlich auf Tonboden in etwa 1 m Tiefe. Höhe ü. d. M. 7.5 m (Fries 1850, Sernander). Die letzten Exemplare aus Hederviken sind nach Sernander im August 1870 gesammelt worden; später nicht wiedergefunden.

Norwegen.

43, 44. Grudevand und Hognestadvand (bei Time) auf Jaederen. Jørgensen, Holmboe.

Dänemark.

45. Filsø in SW Jylland. Von Cand. Pharm. Sven-Erik Olsen gefunden, briefl. Mitteilung (Dez. 1947) von Prof. Knud Jessen.

Sibirien.

46. Altai, Narym-Gebiet. Komarow 1934, S. 273.

47. Gams (1926) gibt einen Fund vom »Alatau» an. Mir ist es nicht geglückt, in der Literatur eine andere Angabe über diesen Fund anzutreffen, welcher sich nach Gams Karte auf dasjenige Alatau, das S oder SE vom See Balacasch gelegen ist, zu beziehen scheint. — Eine dritte Gebirgsgegend gleichen Namens liegt NE des Altai an der Grenze zwischen den Gouvernements Tomsk und Jenissei nach mündl. Angaben von Prof. J. G. Granö.

B. Interglaziale Funde von Najas flexilis ausserhalb Finnlands.

Dänemark.

1. Nörbölling, reichlich, Jessen und Milthers, S. 75.
2. Solsö, (nur ein Samen), ebd. , S. 117.
3. Fövling, ebd. , S. 155.
4. Tuesböl II, ebd. , S. 159.
5. Starup, ebd. , S. 190.

Deutschland.

Schleswig-Holstein.

6. Loopstedt bei Schleswig, Jessen und Milthers S. 301.
7. Rendsburg, Grünenthal (Kaiser Wilhelm-Kanal). Weber 1902, S. 163.
8. Hamburg:
    a. Ohlsdorf, Stoller 1908, S. 118.
    b. Bramfeld, Beyle 1933.
    c. Billstedt (Öjendorff), Beyle und Gripp 1937, S. 26.
    d. Altona, Jenischstrasse, Beyle und Kolumbe 1935; 1940, S. 69.

e. Winterhude. Horn 1912, S. 132, vgl. auch die nachfolgenden Diskussionen: Gagel, Koert, Menzel; Beyle 1931.

f. Winterhude, »wo *N. flexilis* beim Bau des Polizei-Kleinkaliber-Schiessstandes entdeckt wurde». Beyle, briefl. Mitteilung (nicht veröff.).

g. Alsterkrug, »wo *N. flexilis* bei der Regulierung des Alsterlaufes gefunden wurde». Beyle, briefl. Mitteilung (nicht veröff.).

h. Bundesstrasse, »wo man *N. flexilis* beim Bau einer Schule auffand». Beyle, briefl. Mitteilung (nicht veröff.).

Hannover.

9. Honerdingen bei Walsrode, 60 km ESE von Bremen. Weber 1895, S. 151; 1896, S. 434; 1902, S. 112. Reichliche Fossilliste (91 Sp.).

Brandenburg.

10. Kohlhasenbrück (Teltowkanal) gleich S von Berlin. Stoller 1926, S. 337.

11. Motzen ca. 35 km SE von Berlin. Stoller 1908, S. 108.

12. Rinnersdorf nahe bei Schwiebus. Heck 1928, S. 1122; Stark, Firbas, Overbeck, 1932, S. 112 und Diagramm, Tafel III.

Hessen.

13. Schwanheim bei Mainz. Baas 1932.

Schweiz.

Nach Stark (1925, S. 78) erwähnen Früh und Schröter einen interglazialen *Najas flexilis*-Fund. Trotz eifrigen Suchens habe ich diese Angabe bei Früh und Schröter nicht wiederfinden können.

Polen.

Karte bei Dokturowsky 1929 S. 389 und 1932, S. 248. Vgl. auch Gawlowska.

14. Hamarnia am Fluss Lubaczowka bei Jaroslaw. Szafer 1931.

15. Dorf Zydowszczyzna bei Grodno am Niemen. Szafer 1925. Siehe auch Stark, Firbas, Overbeck, Diagramm Tafel III.

16. Dorf Samostrzelniki 30 km E von Grodno. Szafer 1925. Vgl. Dokturowsky 1925 und 1929, S. 407.

Russland.

Karte bei Dokturowsky 1929 S. 389 und 1932 S. 248.

17. Dorf Potylicha in der Nähe von Moskau. Sukatschew 1936.

18. Dorf Borak, Gouv. Twer, Kreis Beshetz (Berschetzk) am Fluss Meletsche. Dokturowsky 1925, S. 83.

19. Stadt Galitsch, Gouv. Kostroma. Dokturowsky 1925, S. 84; 1929 S. 407.

C. Postglaziale Funde von Najas flexilis ausserhalb Finnlands.

Irland.

1 a. Newferry, Co. Londonderry, Knud Jessen 1936. Boreale *Najas flexilis.*

1 b. Moor bei Cloughmills, Co. Antrim. Boreale *N. flexilis* nach Knud Jessen, brielf. Mitteil. (nicht veröff.).

2 a. Moor bei Roundstone, Co. Galway. Boreale *N. flexilis* nach Knud Jessen, briefl. Mitteil. (nicht veröff.).

2 b. Parish Ardstraw, Townlands Barons Court, Co. Tyrone. Nicht veröff. Manuskript von G. F. Mitchell, nach Knud Jessen, briefl. Mitteil. 1945, boreale *N. flexilis*.

England.

3. West-Wales, Tregaron, Cardiganshire, bei River Teifi. GODWIN and MITCHELL 1938, p. 447. Boreale *Najas flexilis*.

Deutschland.

Sachsen.

4 a. Calbe an der Milde, Altmark. WIEGERS 1929, S. 112.

Hannover.

4 b, c. Luttersee und Seeburger See, KURT STEINBERG 1944.

Oberdonau.

5. Ibmer Moor. Helmut Gams, briefl. Mitteil. (nicht veröff.).

Tirol.

6. Schwarzsee bei Kitzbüchel (800 m ü. d. M.) und in den angrenzenden Mooren wiederholt und zahlreich in der Diatomeen-Gyttja der borealen Eichenmischwaldzeit und Fichtenzeit bis an die untere Grenze der Buchen-Tannenzeit zusammen mit massenhaften Resten von *Ceratophyllum demersum*. von SARNTHEIN 1944, nach briefl. Mitteilung von Helmut Gams.

7. Egelsee bei Kufstein (570 m ü. d. M.) in Ablagerungen gleichen Alters wie bei Nr. 6. von SARNTHEIN 1944, nach briefl. Mitteilung von Helmut Gams.

8. Lansermoor bei Innsbruck, 811 m ü. d. M. Helmut Gams, briefl. Mitteil. (auch bei v. SARNTHEIN).

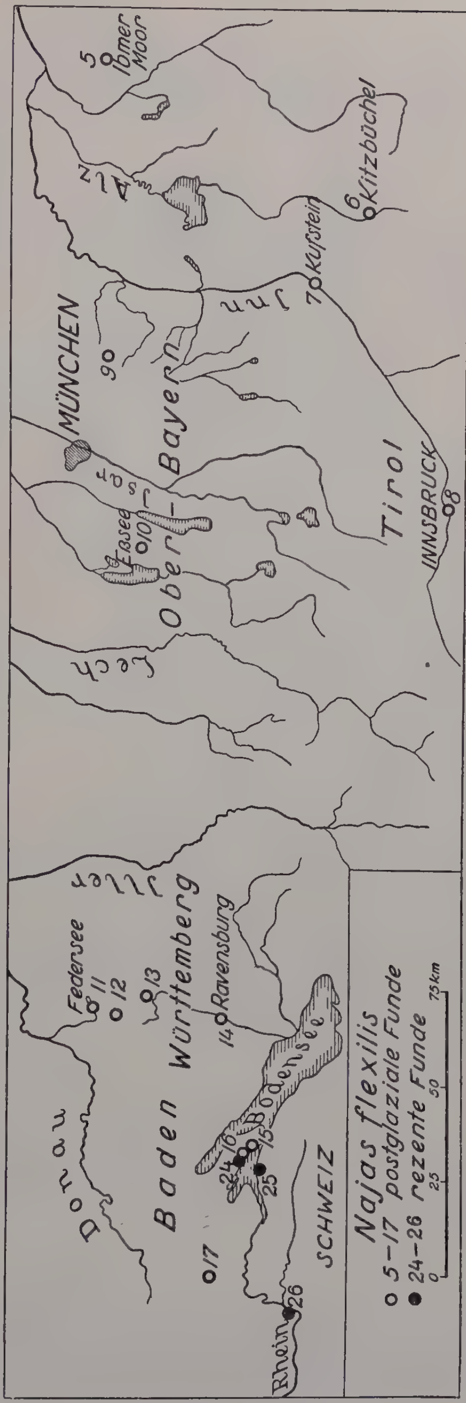


Fig. 2. Die gegenwärtige und postglaziale Verbreitung von Najas flexilis in den Alpen.

Oberbayern.

9. Kirchseeoner Moor (»an manchen Stellen in Menge») bei Grafing im Inngebiet. Atlantische *Najas flexilis.* PAUL 1924, PAUL und RUOFF S. 48.

10. Moor am Essee im Isargebiet. PAUL und RUOFF 1927, S. 79.

Württemberg.

11. Federseemoor. K. BERTSCH 1931, auch briefl. Mitteil. 1943. (Vgl. GAMS 1923, Tafel 20).

a. Riedschachensiedlung (Steinhauser Ried bei Schussenried. PAUL 1924). Kalkmudde (Mittel-Steinzeit), Lebermudde (Jung-Steinzeit).

b. Wasserburg, Kalkmudde (Jung-Steinzeit) und Kulturschicht (Bronzezeit).

c. Dullenried, Kulturschicht (Bronzezeit).

d. Seelenhofer Ried, Kalkmudde (Jung-Steinzeit).

e. Siedlung an der Ach bei Seekirch, Kulturschicht (Bronzezeit).

f. Siedlung Forschner, Kulturschicht (Bronzezeit).

g. Allgemeines Ried, an mehreren Stellen in der Kalkmudde (Bronzezeit).

h. Pfahlwerk und Einbäume in Steinhauser Ried, Lebermudde (Bronzezeit).

i. Lebermudde unter der Weganlage im Egelsee (Bronzezeit).

12. Enzisholzried bei Schussenried, Kreis Biberach, Lebermudde (Hallstattzeit). K. BERTSCH 1928.

13. Pfahlbau Reute bei Waldsee, Kreis Ravensburg, Lebermudde (Jung-Steinzeit). K. Bertsch, briefl. Mitteil. (O. PARET in »Fundberichte aus Schwaben» 1936).

14. Himmelreichmoos bei Ravensburg, Lebermudde (Jung-Steinzeit). K. BERTSCH 1929.

Baden.

15. Haidelmoos bei Wollmattingen (Konstanz). Die Samen (massenhaft) wurden von PETER STARK 1923 gefunden und als Najas minor angesprochen, von PAUL 1924 als *N. flexilis* erkannt. PETER STARK 1925 S. 17. Der Fund atlantisch nach PAUL 1924.

16. Moor in Espenäcker 4 km östlich vom rezenten Fundplatz bei Hegne auf der Bodenhalbinsel. Dieser Fund »lässt sich des Pollenmangels wegen zeitlich nicht datieren». PETER STARK 1927, S. 170.

Schweiz.

17. Pfahlbau »Weiher» bei Thayingen, Kanton Schaffhausen, 456 m ü. d. M. Die Samen wurden von H. Gams 1921 in grosser Menge in atlantischer Lebermudde gefunden. PAUL 1925, GAMS 1926, K. BERTSCH 1928, S. 110, KELLER 1928, S. 18.

Italien.

18. Torfmoor Polada, westlich von der SW-Ecke des Lago di Garda, »unerhörte Mengen» Samen. Der Fund ist schon im Mai 1893 gemacht worden, ANDERSSON 1910, S. 8. »Föhrenzeit», KELLER 1931, S. 79.

Lettland.

Siehe Karte bei GILBERT 1939, S. 164 und GALENIEKS 1935, S. 591.

19. Lacu purvs bei Kreuzburg (Jekabpils) an der Düna. Samen von *Najas flexilis* von Helmut Gams im Jahre 1926 gefunden. GALENIEKS, 1931 S. 386.

20. Gerlaku-purvs bei Dünaburg (Daugavpils). Zahlreiche Samen von *N. flexilis* in einer Tiefe von 8 m. Der Fund boreal. GALENIEKS 1931, S. 386; 1935, S. 633 (Pollendiagramm).

21. Aglona. GALENIEKS 1931, S. 386.

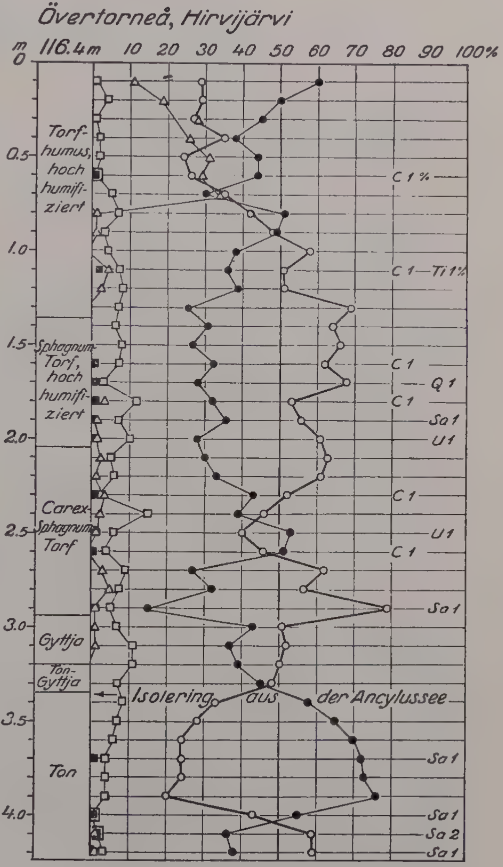
22. Dagdas purvs. Viele Samen der *N. flexilis* in einer Tiefe von 6.5—7 m. Der Fund boreal. GALENIEKS 1935, S. 634 (Pollendiagramm).

Russland.

23. Pskow, bei der Eisenbahntation Kokui. DOKTUROWSKY 1922, S. 186.

24. Wologda (?), nahe an der Grenze des Olonezschen und des Archangelschen Gouvernements. DOKTUROWSKY 1925, Karte S. 108.

25. Aus der Umgebung von Kantalaks (Karelia keretina) gibt DOKTUROWSKY (1925, Karte S. 108) einen Fossilfund an, der auch von SAMUELSSON 1934 aufgenommen ist.



Rangela Sandegren 1948.

Fig. 3. Pollendiagramm von Övertorneå, Schweden. Zeichenerklärung S. 16.

Schweden.

26-64. Über das Vorkommen von *Najas flexilis* in Schweden in der Postglazialzeit erstattet SANDEGREN 1920, 1932 und 1941 Bericht. Im letzterwähnten Jahre waren 39 Fossilfunde bekannt; davon gehören 31 zur borealen, 4 zur atlantischen und 4 zur subborealen Zeit. Wie aus der Karte S. 6 hervorgeht, sind die meisten Funde in Småland, Östergötland und Västergötland gemacht worden. Der nördlichste Fund aus Gästrikland, 60°35′ N. Br.

65. Övertorneå, Hirvijärvi, Reisermoor beim Ausfluss des Sees, 4 km von der Grenze des Kirchspiels Korpilombolo (66°27′ N. Br.). H. ü. M. 118 m, 1.6 m tief. — *Najas flexilis* 3 Samen, neben u. a. einz. *Batrachium, Carex diandra, Myriophyllum spicatum, Zannichellia repens.* Pollendiagramm Fig. 3.

Norwegen.

66. Jaederen, Kjellinglandmyr. Holmboe 1903.
67. » Skaseimyr. » 1903.
68. » Øksnevadtjern. » 1903.
69. » Skeievand, 6 m ü. d. M. Holmboe 1903.
70. » Højlandsvand, 3—4 m ü. d. M. (Holmboe bei Brøgger 1909).
71. Lister, Hellemyr, 12—15 m ü. d. M. Holmboe 1903.

D. Postglaziale Funde von Najas flexilis in Finnland.

Alandia (Al).

Kirchspiel Hammarland. (Vergl. die Karte bei Backman 1934 und 1943).

1 (23).[1] Samuelstorp-Moor (innerhalb der Dorfgemeinde Torp), am Ablaufgraben 600 m unterhalb des Långträsk-Sees. H. ü. M. 12 m, 1 m tief. Im oberen Teil der 30 cm mächtigen Gyttja wurden 2 *Najas flexilis*-Samen angetroffen.

2 (22). Karträsk-Moor 1 km W des vorigen. H. ü. M. 13 m, 2.7 m tief. Das Schlämmen einer mächtigen Gyttja-Probe ergab 6 Samen von *Najas flexilis.*

3 (19). Oxpina, bebautes Moor beim Pfarrhof, 10.5 m ü. M., 1.1 m tief (vgl. Backman 1937).

Kirchspiel Lemland.

4 (30). Bruchmoor SW des Bengtsböleträsk. 1 Samen von *N. flexilis.* H. ü. M. 16 m, 2.1 m tief.

Nylandia (N).

Kirchspiel Nurmijärvi.

5. Rinteensuo (-Moor) S vom See Kytöjärvi im nördlichen Teil des Kirchspiels. H. ü. M. etwa 88 m. In einer von Agronom Kullberg 1908 aufbewahrten Probe von schlammgemischtem Tonsand aus einer Tiefe von 2 m fand Harald Lindberg (1910a S. 75 und 1914a, S. 316, und b S. 257) beim Schlämmen 3 Samen von *N. flexilis* sowie 1½ Samen von *Najas tenuissima.* Die Probe enthielt gewöhnliche Süsswasserdiatomeen. Eine Lehmprobe aus 3.5 m war typischer Ancylus-Ton.

Isthmus karelicus (Ik).

Kirchspiel Pyhäjärvi.

6. Rautakorpi bei Sortanlaks, gefunden im J. 1894 in grosser Menge von Gunnar Andersson (1898 S. 107).

Kirchspiel Sakkola.

7. Hoflager Sakkola beim Suvanto-See. *Najas flexilis* ist im J. 1897 von Harald Lindberg (1900 S. 51 u. 1910 b S. 183) in reichem Schwemmtorf mit u. a. *Acer, Corylus, Fraxinus, Quercus, Tilia, Carex pseudocyperus, Malachium aquaticum, Rumex maritimus, R. hydrolapathum, Sparganium ramosum* gefunden worden.

---

[1] Die eingeklammerten Ziffern sind die gleichen wie bei Backman 1934, 1941, 1943.

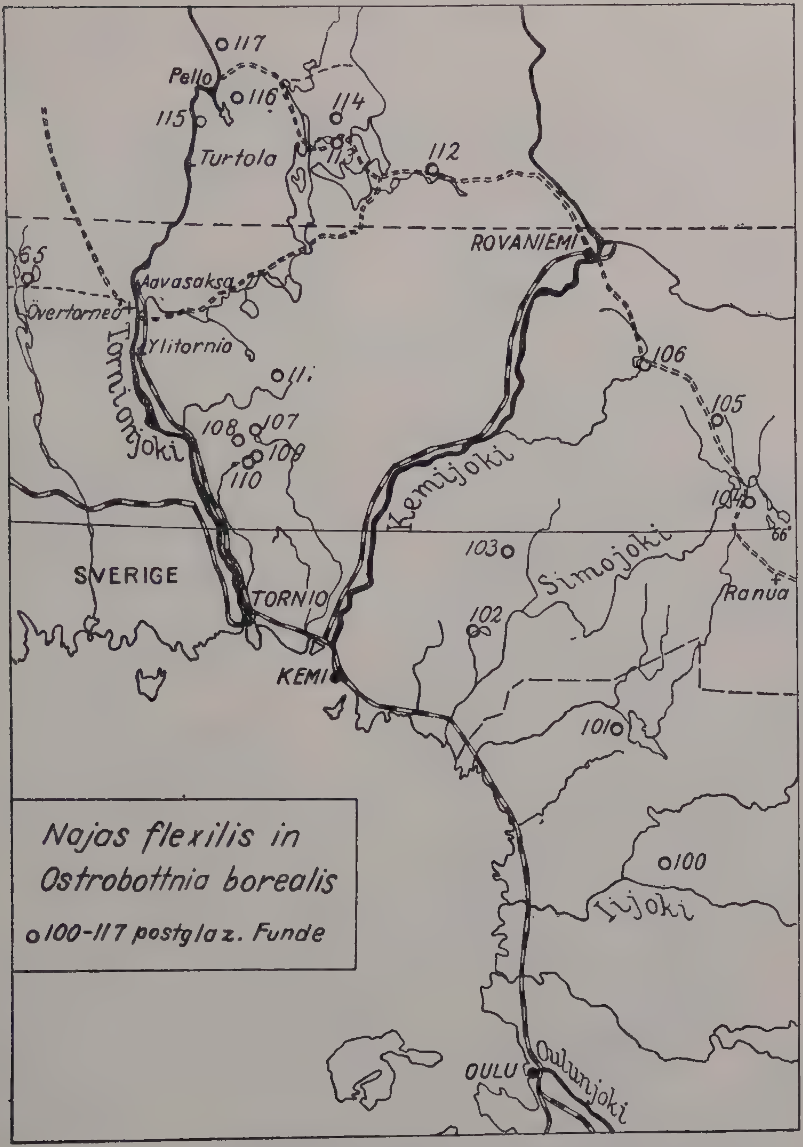


Fig. 4. Postglaziale Funde von Najas flexilis in Nord-Österbotten.

Kirchspiel Kivinebb (Korpikylä—Lintula Staatsforst, vgl. die Karte bei CAJANDER 1913 S. 24).

8. Kenkäsaarensuo. H. ü. M. 144 m, 2 m tief. Beim Schlämmen von Gyttja-Proben, die in den Jahren 1911 und 1912 mit dem Torfbohrer genommen waren, wurden 20 Samen von *N. flexilis* sowie u. a. *Batrachium* sp. und *Myriophyllum spicatum* erhalten.

9. Rajakorpi, 5 km NE des vorigen. H. ü. M. etwa 145 m, 2.7 m tief.

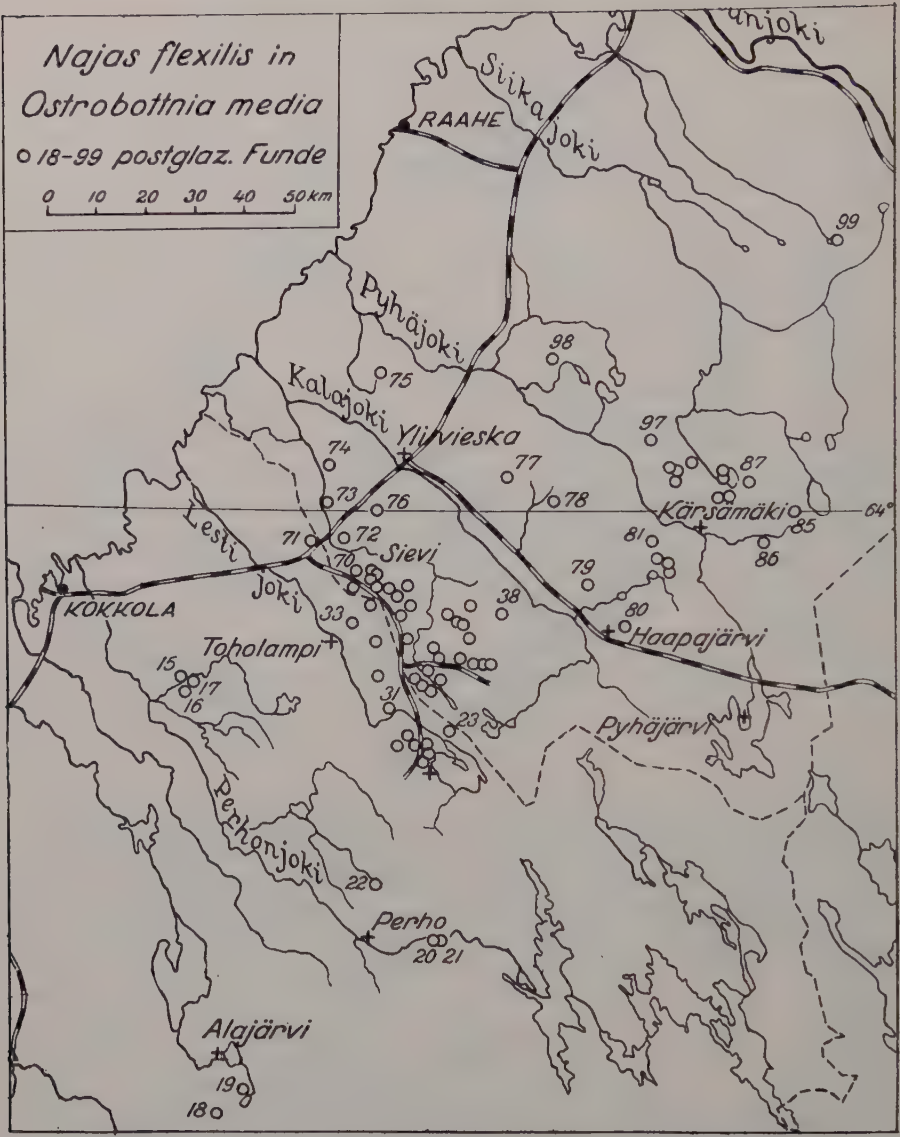


Fig. 5. Postglaziale Funde von Najas flexilis in Mittel-Österbotten.

Satakunta (St).

Kirchspiel Huittinen (Hvittis).

10. Ilmiönsuo, 15 km SE vom Kirchdorf Huittinen, an der Grenze des Kirchspiels Punkalaidun. In einer mit Gyttja gemengten Schlammbildung fand LINDBERG (1910 a S. 75 und 1916 a S. 185) 2 Samen von *Najas flexilis* nebst 1 Samen von *Carex pseudocyperus,* Blattstacheln von *Ceratophyllum demersum* und spärl. *Pinnularia* spp. In 8.3 m tiefem Lehmsand mit Ancylus-Diatomeen. H. ü. M. ca. 85 m.

Kirchspiel Ikalis.

11. Silmäkkeidenmaa-Moor. H. ü. M. etwa 115 m, 3.30 m tief. Bei seinen recht ausgedehnten pflanzenpaläontologischen Untersuchungen in Satakunta hat AARIO (1932 S. 151; Pollendiagramm, Beilage V:97) *Najas flexilis* fossil nur in diesem Moor angetroffen.

Kirchspiel Påmark.

12. Kortelammenkeidas, gelegen auf beiden Seiten der Landstrasse und der Eisenbahn. H. ü. M. 51 m, Tiefe 4 m. Pollendiagramm Nr. 86 bei AARIO. Der *Najas flexilis*-Fund ist von Backman 1939 gemacht.

Kirchspiel Siikainen.

13. Navettaneva, nahe an AARIOS (1932) ehemaligem See Nr. 62 gelegen, 8 km NNW vom Kirchdorf, 2 km von der Kirchspielsgrenze von Sastmola, S vom Käthnerhaus Majamäki. H. ü. M. auf etwa 53 m geschätzt, Tiefe 2.7 m. Der Fund ist von Backman 1939 gemacht.

Karelia borealis (Kb).

Kirchspiel Kontiolahti?

14. Vor einigen Jahren fand ich bei der Durchmusterung der Pflanzenfossilsammlung des Finnischen Moorkulturvereins ein Glasröhrchen mit einigen Samen von *Najas flexilis*, die von Harald Lindberg vor etwa 30 Jahren in der Gegend des Sees Höytiäinen gefunden worden waren. Der Fund ist nicht veröffentlicht worden und auf meine Anfrage hat sich Prof. Lindberg der Einzelheiten nicht erinnern können.

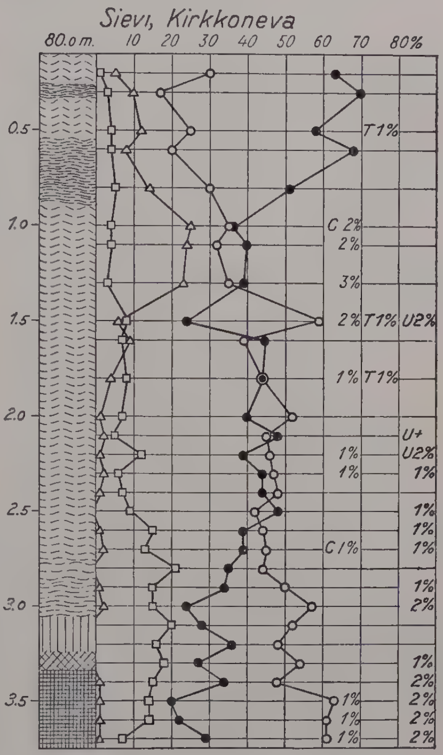


Fig. 6. Pollendiagramm von Sievi. Zeichenerklärung S. 16.

Ostrobottnia media (Om).

Kirchspiel Nedervetil. (Die Waldparzelle der Kirchengemeinde Gamlakarleby im E-Teil des Kirchspiels).

15. (365)[1]. Kirkkokunnanhaka gerade W vom Fluss Ullava. H. ü. M. 62 m, Tiefe 1.8 m. Eine Gyttja-Probe enthielt 18 Samen von *Najas flexilis*.

16 (366 b). Bläckismossen an der Kirchspielsgrenze von Kaustby, 2 km SE vom vorigen. H. ü. M. 67 m, Passpunkt etwa 65.5 m, Tiefe 3 m.

---

[1] Die eingeklammerten Ziffern sind die gleichen wie bei BACKMAN 1939.

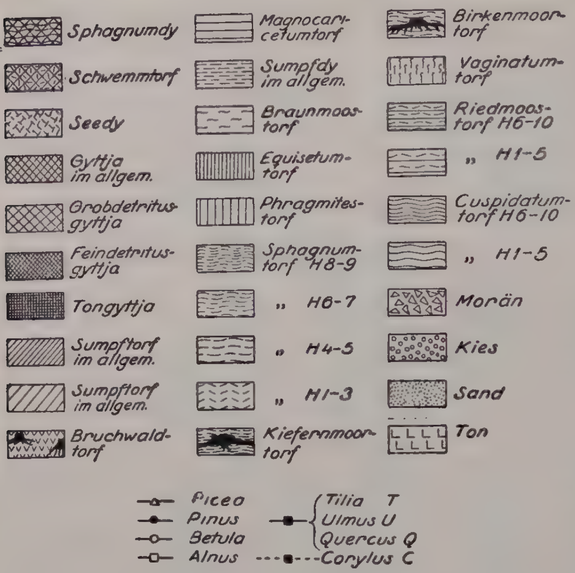


Fig. 7. Zeichenerklärung.

17 (368). Weissmoor gleich E vom Fluss Ullava, 1 km N vom vorigen. H. ü. M. 67 m, Tiefe 3 m. Unvollständiges Pollendiagramm.

Kirchspiel Alajärvi.

18 (418). Weissmoor Lohilamminneva, Staatsforst Valkeiskangas an der Landstrasse nach Lehtimäki. H. ü. M. etwa 150 m, Tiefe 3.5 m.

19 (415). Weissmoor Kamarineva, gelegen im Staatsforst an der Landstrasse nach Soini, 2 km NE vom See Iso-Räyrinkijärvi. H. ü. M. 120 m, Tiefe 1.7 m.

Kirchspiel Perho.

20 (335). Hoikkalampi unweit des Forstgehöfts Niemelä an der Landstrasse nach dem Kirchdorf Kivijärvi, 1 km von der Grenze des Kirchspiels. H. ü. M. mindestens 170 m, Tiefe 3 m. Aus einer Gyttja-Probe wurden 14 Samen von *N. flexilis* erhalten.

21 (336). Reisermoor bei Kangaslampi, 0.5 km W vom vorigen. H. ü. M. mindestens 170 m, Tiefe 4.2 m. Gyttja-Tonerde mit 21 Samen von *Najas flexilis*.

22 (317). Hangasneva W von Penninkilampi. H. ü. M. 170 m, Tiefe 2.7 m. Eine magere Probe von Gyttja enthielt 10 Samen von *N. flexilis*.

Kirchspiel Lestijärvi.

23 (302). Iso-Lampineva zwischen der Mündung des Flusses Lestijoki und der Länsgrenze. H. ü. M. 145 m, Tiefe 3 m.

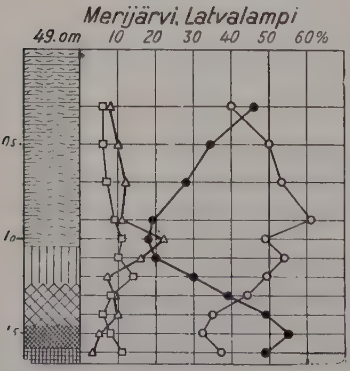


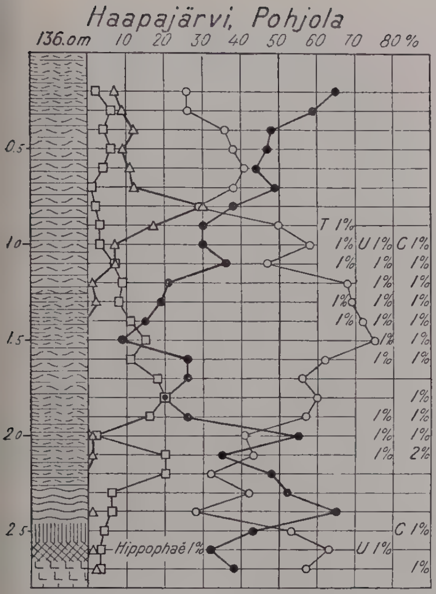
Fig. 8. Pollendiagramm von Merijärvi.

24 (298). Reisermoor Rimpineva SE vom See Iso-Valkiainen, 7 km vom vorigen. H. ü. M. 149 m, Tiefe 5 m.

25 (297). Weissmoor bei der Waldeisenbahn, unmittelbar N vom kleinen Weiher Sammakkolampi, 800 m E der Landstrasse. H. ü. M. 150 m, Tiefe 4.2 m.

26 (294). Der nordwestliche Teil des Weissmoors Valkiaisneva, 900 m W von der Waldeisenbahn von Eskola, 2 km S von Iso-Heinonen. H. ü. M. 147 m, Tiefe 3.7 m. Die Gyttja-Tonerde enthielt 24 Samen von *N. flexilis*.

27 (292). Torfmoor bei der Standlinie zwischen dem Weiher Iso-Heinonen und Syrinkangas, 800 m SE vom kleinen Weiher Lapinahonlampi. H. ü. M. 141 m, Tiefe 3.1 m.



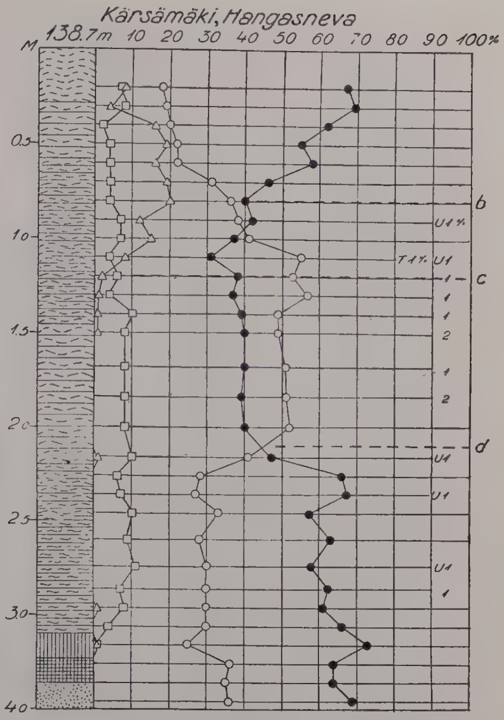


Fig. 9 und 10. Pollendiagramme von Haapajärvi und Kärsämäki. Zeichenerklärung S. 16.

28 (293 b). Reisermoor 400 m E vom vorherg. H. ü. M. 146 m, Tiefe 2.8 m.

29 (289). Weissmoor am südlichen Ufer von Iso-Heinonen. H. ü. M. 144 m, Tiefe 1.5 m.

30 (286). Der nördliche Teil des Weissmoors Isoneva, 400 m E von der Waldeisenbahn, zwischen dem Fluss Lestijoki und dem Weiher Iso-Heinonen. H. ü. M. 146 m, Tiefe 3.5 m.

Kirchspiel Toholampi.

31 (277). Murennusneva in der Nähe des Flusses Lestijoki und des Forstgehöfts Kalliokoski, 1.5 km von der Kirchspielgrenze von Lestijärvi. H. ü. M. 134 m, Tiefe 2 m.

32 (270). Reisermoor in der Vertiefung eines Oses bei Itäjoki, 3.5 km E vom See Kivijärvi, 1.6 km von der Länsgrenze. H. ü. M. c. 117 m, Tiefe 2.3 m.

33 (266). Pottalanneva an der Landstrasse nach Sievi, 5 km von der Länsgrenze. H. ü. M. 108 m, Tiefe 2.3 m.

34 (255). Reisermoor beim Pieni-Saijanjärvi, in der Nähe der Landstrasse nach Sievi, 1 km von der Länsgrenze. H. ü. M. 109 m, Tiefe 2.2 m.

35 u. **36**. Vom Jahre 1922 liegen noch zwei Funde vor, leider sind die Feldaufzeichnungen abhanden gekommen. An der einen Stelle wurde 1, an der anderen 12 *Najas flexilis*-Samen erhalten. H. ü. M. etwa 120—130 m.

Kirchspiel Reisjärvi.

37 (252 a). Weissmoor 300 m von der Grenze des Kirchspiels Sievi, NE vom Pitkäjärvi. H. ü. M. etwa 127 m, Tiefe 3.8 m.

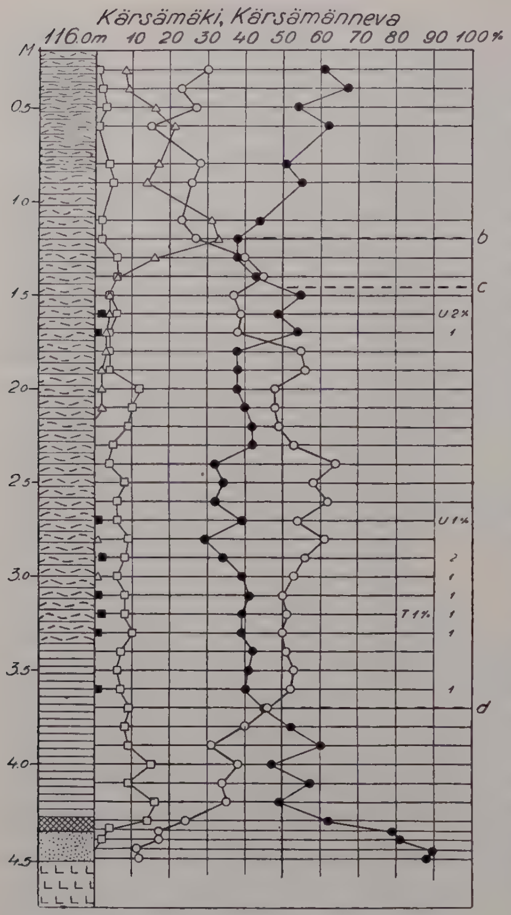


Fig. 11. Pollendiagramm von Kärsämäki. Zeichenerklärung S. 16.

Kirchspiel Sievi.

Die zahlreichen Fossilfunde verteilen sich folgendermassen: Nr. **38**—**46**. Staatsforst Iso Sydänmaa von der Kirchspielgrenze Nivala im N bis zur Landstrasse nach Reisjärvi im SW. — Nr. **47**—**52**. Staatsforst Etelä-Sydänmaa zwischen Vääräjoki und der Landstrasse nach Reisjärvi. — Nr. **53**—**70**. Staatsforst Etelä-Sydänmaa zwischen Vääräjoki und der Kirchspielgrenze von Toholampi, in der Nähe der Waldeisenbahn von Eskola.

38 (191 a). Pitkäneva, 12 km S vom Kirchdorf Nivala, 3 km ENE vom See Lahnajärvi. H. ü. M. 129 m, Tiefe 4 m.

39 (195). Reisermoor 0.5 km vom Lahnajärvi. H. ü. M. 125 m, Tiefe 3.2 m.

40 (196). Maanpirtinräme 2 km W vom Lahnajärvi. H. ü. M. 122 m, Tiefe 2.1 m.

41 (199). Reisermoor Lankkuräme auf privatem Boden 3 km W vom vorherg. zwischen Särkijärvi und dem Bauernhof Korkiakoski (Isokoski). H. ü. M. etwa 123 m, Tiefe 2.3 m.

42 (200). Pesäneva, 1.5 km SW vom Lahnajärvi. H. ü. M. 123 m, Tiefe 4.8 m.

43 (201). Reisermoor SW vom Iso-Suojärvi. H. ü. M. 145 m, Tiefe 2.6 m.

44 (202 a). Reisermoor 4 km E vom Forstgehöft Teeriharju und der Landstrasse nach Reisjärvi (nahe an der Standlinie). H. ü. M. 137 m, Tiefe 3.8 m.

45 (202 b). Reisermoor 2 km E von Teeriharju. H. ü. M. 140 m, Tiefe 2.8—3.7 m.

46 (203 a). Weissmoor beim Ahvenlampi gleich E von Teeriharju. H. ü. M. etwa 142 m, Tiefe 4 m.

47 (204 a). Weissmoor 1.5 km NW von Teeriharju, nahe bei dem kleinen Weiher SE von Maansydämenjärvi. H. ü. M. c. 137 m.

48 (204 b). Reisermoor eben W vom Maansydämenjärvi. H. ü. M. ca. 137 m, Tiefe 2—3 m.

49 (205). Salmijärvenneva 0.5 km unterhalb (NW) des 7 km WNW vom Maansydämenjärvi gelegenen Sees Salmijärvi. H. ü. M. 124 m, Tiefe 2.9 m.

50 (206). Salmijärvenneva, 1 km SE vom See Salmijärvi. H. ü. M. 125 m, Tiefe 4 m.

51 (207). Weissmoor 0.5 km N von der Waldeisenbahn nach Eskola, 2 km S vom Salmijärvi. H. ü. M. 127 m, Tiefe 3.5 m.

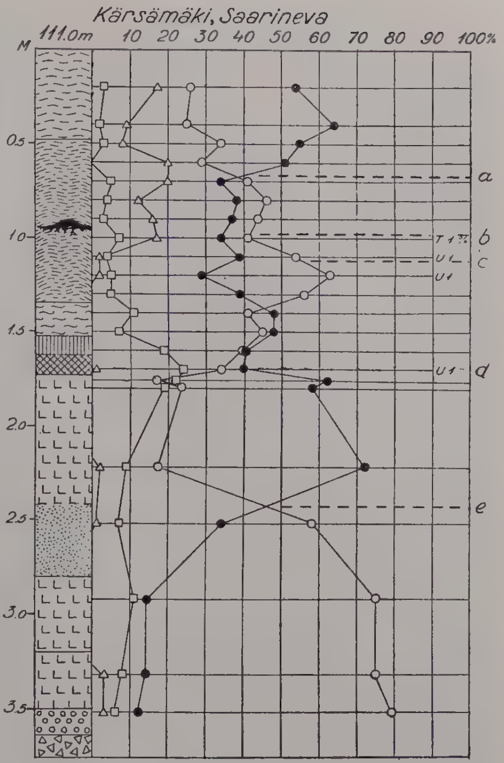
52 (208). Reisermoor 0.5 km E von der Stromschnelle Kurkikäänne in Vääräjoki, 1 km S vom vorherg. H. ü. M. 127 m, Tiefe 3.4 m.

53 (251). Reisermoor am SW-Ufer des Sees Pitkäjärvi, nahe an der Grenze des Kirchspiels Reisjärvi. H. ü. M. 128 m, Tiefe 2.9 m.

54 (250 b). Reisermoor am Bach des Sees Pirttijärvi, 200 m von der Grenze des Kirchspiels Reisjärvi (1.2 km vom Pitkäjärvi). H. ü. M. 127 m, Tiefe 2.5 m.

55 (247). Weissmoor 2.5 km E von der Länsgrenze und N vom See Aittojärvi. H. ü. M. 126 m, Tiefe 2.6 m.

56 (245). Reisermoor W vom Weiher Kolmisoppi, nahe an der Waldeisenbahn nach Eskola. H. ü. M. 126 m, Tiefe 4.1 m.



57 (243). Weissmoor nahe am Weiher Syvä-Hattulampi. H. ü. M. 126 m, Tiefe 4.5 m.

58 (242 b). Reisermoor nahe an der Waldeisenbahn gerade unterhalb des Bahnwärterhauses Itäoja. H. ü. M. 123 m, Tiefe 4 m.

59 (240 b). Reisermoor nahe an der Waldeisenbahn, gleich SE von Kalliosaari beim Katiskajärvi. H. ü. M. 134 m, Tiefe 2.9 (—3.5) m.

60 (229). Weissmoor bei Petäjäkangas, 5 km ENE vom Katiskajärvi. H. ü. M. 110 m, Tiefe 3 m.

61 (228). Weissmoor 1.6 km E von Säilynmäki, nahe an der Staatsgrenze. H. ü. M. 111 m, Tiefe 3.6 m.

62 (227). Weissmoor bei Etelälampi, 7 km SSE von dem Kirchdorf von Sievi. H. ü. M. 113 m, Tiefe 3.6 m.

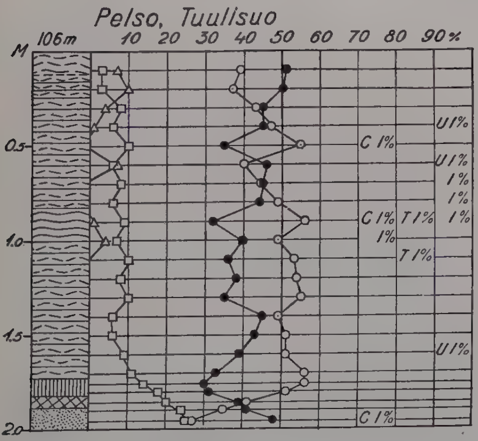
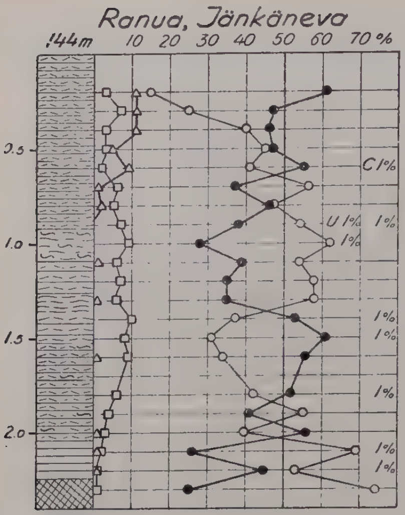


Fig. 12 und 13. Pollendiagramme von Kärsämäki und Pelso. Zeichenerklärung S. 16.



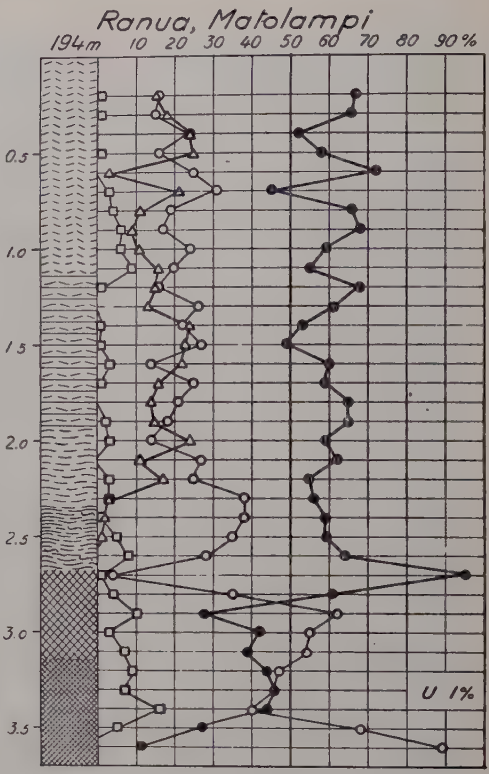


Fig. 14 und 15. Pollendiagramme von Ranua. Zeichenerklärung S. 16.

63 (224). Weissmoor Kaakkurineva zwischen den Weihern Kaakkurilampi und Heralampi. H. ü. M. 110 m, Tiefe 3.6 m. Viele Samen.

64 (223). Reisermoor 600 m NW vom Gut Kanalanmäki, 2.5 km NE vom See Maansydämenjärvi. H. ü. M. 102 m, Tiefe 2.3 m.

65 (221). Reisermoor Lananneva, 1 km E vom See Maansydämenjärvi. H. ü. M. 107 m (Passp. 103 m), Tiefe 4 m.

66 (220). Reisermoor 30 m vom Bahnwärterhaus Ristilä, 15 km von der Eisenbahnstation Eskola. H. ü. M. 109.5 m (Passp. 107.9 m), Tiefe 2.8 m.

67 (219). Ahvenanmaanneva, 300 m von Ristilä, an der Landstrasse nach Toholampi. H. ü. M. 109 m (Passp. um 107 m), Tiefe 3.2 m.

68 (217). Kiefernreisermoor an der Länsgrenze W vom Maansydämenjärvi. H. ü. M. 109 m, Tiefe 3.3 m.

69 (216). Arkkuinneva, Weissmoor an der Waldbahn, 1 km NW vom See Maansydämenjärvi. H. ü. M. 110 m (Passp. um 107.5 m), Tiefe 3.3 m.

70 (213 a). Moor Maunonsalonräme an der Waldbahn. H. ü. M. 103.5 m (Passp. 101 m), Tiefe 3.2 m.

71 (172). Staatsforst Kukko, Seggenmoor nahe an der Eisenbahn, fast 2 km von der Kirchspielgrenze von Kannus. H. ü. M. 80 m, Tiefe 2.8 m.

72 (185). Weissmoor Kirkkoneva, auf Privatboden an der Landstrasse, 3 km SE von der Eisenbahnstation Sievi. H. ü. M. 78 m, Tiefe 3.8 m. — Pollendiagramm Fig. 6.

Kirchspiel Rautio.

73 (170). Taipaleenneva, unmittelbar W der Landstrasse, 4 km von der Kirchspielgrenze von Sievi. H. ü. M. 60 m, Tiefe 3.5 m.

74 (169). Weissmoor Sivakkaneva 1 km E vom Pfarrhaus. H. ü. M. um 40 m, Tiefe 2.8 m.

Kirchspiel Merijärvi.

75 (99). Weissmoor bei Latvalampi, gelegen an der Grenze des Kirchspiels Alavieska. H. ü. M. 48 m, Tiefe 1.6 m. Pollendiagramm Fig. 8.

Kirchspiel Ylivieska.

76 (181). Weissmoor Iso-Mällineva im Staatsforst Kähtävä, 3 km SE vom See Iso-Kähtävä und der Eisenbahn. H. ü. M. 82 m, Tiefe 3 m.

77 (133). Weissmoor in der NE-Ecke des Kirchspiels, 1 km von der Kirchspielgrenze von Haapavesi und Nivala. H. ü. M. 110 m, Tiefe 1.9 m.

Kirchspiel Nivala.

78 (115). Weissmoor Vähä-Kotaneva im Staatsforst Isokangas, 2 km von der Kirchspielgrenze von Haapavesi. H. ü. M. 113 m, Tiefe 3 m.

Kirchspiel Haapajärvi.

79 (134). Lamminneva im N-Teil des Kirchspiels, 3 km von der Kirchspielgrenze von Nivala, 7 km vom Fluss Kalajoki. H. ü. M. etwa 85 m, Tiefe 2.9 m. Eine kleine Gyttja-Probe enthielt 10 Samen von *N. flexilis* nebst 2 von *N. tenuissima.*

80 (140). Pohjola, Reisermoor am N-Teil vom Nokkoudenjärvi, 6 km NE von der Kirche. H. ü. M. 136 m, Tiefe 2.6 m. Eine Bohrprobe von Gyttja mit wenig Lehm enthielt 55 Samen von *N. flexilis.* Pollendiagramm Fig. 9.

Kirchspiel Kärsämäki.

81 (125). Weissmoor Rahkaneva (Staatsforst Haapamankangas) in der W-Ecke des Kirchspiels, 2 km SW vom Fluss Pyhäjoki. H. ü. M. 126 m, Tiefe 5 m.

82 (126). Weissmoor Hankilanneva an der Wasserscheide zwischen den Flüssen Pyhäjoki und Kalajoki, nahe an der Kirchspielgrenze von Haapajärvi und Haapavesi. H. ü. M. 136 m, Tiefe 4.3 m.

83 (128). Vellihonganneva nahe an der Kirchspielgrenze von Haapajärvi, 3 km SE von der Landstrasse nach Haapajärvi. H. ü. M. 141 m, Tiefe 2.4 m.

84 (130). Reisermoor Kurkineva 0.5 km SE von der Landstrasse von Haapajärvi, 2 km von der Kirchspielgrenze. H. ü. M. 130 m, Tiefe 2.2 m.

85 (62). Weissmoor Hangasneva (Staatsforst Sydänmaa) nahe an der Kirchspielgrenze von Pyhäntä, W vom See Iso-Lamujärvi. H. ü. M. 139 m, Tiefe 3.8 m. Pollendiagramm Fig. 10.

86 (67). Kärsämänneva, gelegen 1 km S vom Kärsämänjoki, 8 km SW vom vorigen. H. ü. M. 116 m, Tiefe 4.4 m. — Pollendiagramm Fig. 11.

87 (61). Päretpuunräme (Staatsforst Jylhänjärvi), 2 km von der Kirchspielgrenze von Piippola. H. ü. M. 126 m, Tiefe 3 m.

88 (56). Jylhänneva nahe vom Jylhänjärvi. H. ü. M. 116 m, Tiefe 2.6—4.3 m.

89 (57). Savineva SE vom Savilampi. H. ü. M. 116 m, Tiefe 4 m.

90 (54). Oberes Rimpineva (Staatsforst Ristisenjärvi) 1 km SW von dem an der Kirchspielgrenze von Piippola gelegenen Weiher Ristisenjärvi. H. ü. M. 118 m, Tiefe 1.9 m.

91 (55). Weissmoor am kleinen Weiher Rimpilampi 400 m SW vom vorigen. H. ü. M. 116 m, Tiefe 1.8—5.0 m.

92 (52). Reisermoor Paskonräme (Staatsforst Onkilampi) 2 km von der Kirchspielgrenze von Piippola und Haapavesi. H. ü. M. 177 m, Tiefe 2.4 m.

93 (51). Weissmoor Onkineva 1 km SW vom vorigen am oberen Teil von Piipsanoja. H. ü. M. 112 m, Tiefe 3.2—4.5 m.

94 (50). Weissmoor Rimpineva, gelegen 1 km von der Grenze gegen Haapavesi, 3 km NE von der Landstrasse nach Haapavesi. H. ü. M. 111 m, Tiefe 2.7—5 m.

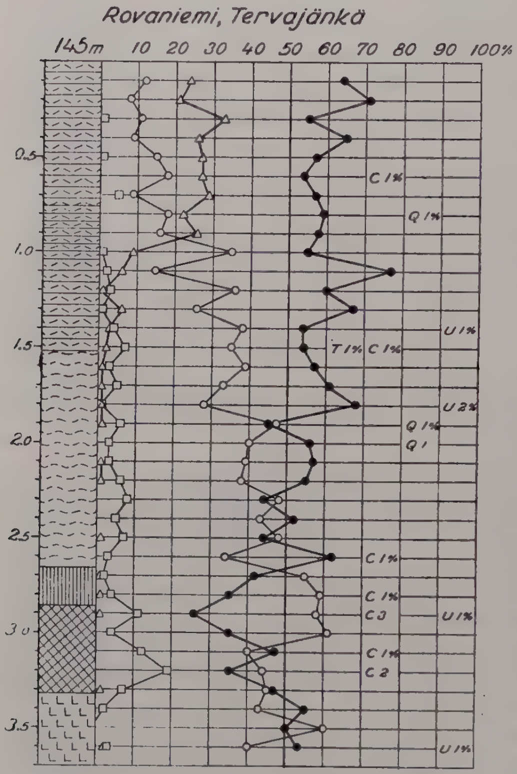


Fig. 16. Pollendiagramm von Rovaniemi. Zeichenerklärung S. 16.

95 (47). Weissmoor Kintasahonräme, gelegen zwischen dem vorigen und dem Landgut Mäenpää. H. ü. M. 111 m, Tiefe 2.4—4.2 m. Die ausserordentlich reiche Fossilflora hat mich schon seit dem Jahre 1915 interessiert. In der Lehmgyttja sporadisch *Najas flexilis* sowie u. a. *N. tenuissima* (reichlich), *Dryopteris Thelypteris, Stratiotes aloides, Carex pseudocyperus, Ceratophyllum demersum, Myriophyllum spicatum* und *Lycopus europaeus* angetroffen.

96 (46). Reisermoor Saarineva, gelegen auf Privatboden an der Landstrasse nach Haapavesi, 1.5 km von der Kirchspielgrenze. H. ü. M. 111 m, Tiefe 1.7 m. Pollendiagramm Fig. 12.

Kirchspiel Haapavesi.

97 (45). Piipsanneva. In diesem grossen, von mir genau untersuchten Weissmoor sind Samen von *N. flexilis* nur spärlich und solche von *N. tenuissima* reichlich angetroffen worden. H. ü. M. 95 m, Tiefe 3—5 m.

Kirchspiel Oulainen.

98 (42). Weissmoor Hirvineva im E-Teil des Kirchspiels, 3 km WNW vom Abfluss des Sees Pirnesjärvi. H. ü. M. 110 m, Tiefe 3.4 m.

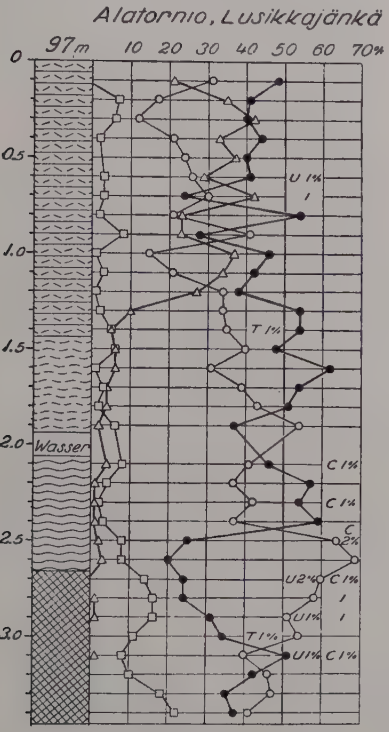
Kirchspiel Säräisniemi.

99 (2). Pelso, Tuulisuo, nahe am kleinen Weiher Tuulilampi in der W-Ecke in der Nähe der Grenze des Kirchspiels Temmes. H. ü. M. 106 m, Tiefe 1.9 m. — Pollendiagramm Fig. 13. — In einer kleinen Gyttja-Probe hat Harald Lindberg (1916 b S. 10) hier eine reiche fossile Flora angetroffen: *Najas flexilis, Butomus umbellatus, Myriophyllum spicatum, Potamogeton panormitanus, Sagittaria natans, Stratiotes aloides* und *Zannichellia repens.* Durch Graben, das ich im Jahre 1935 bei Tuulisuo vornahm, fand ich im Sandschlamm ausser *N. flexilis* (50 Samen) auch *N. tenuissima* (2 Samen) sowie einzelne *Batrachium, Carex pseudocyperus, Lycopus* und *Galeopsis* cfr *bifida.*

Ostrobottnia borealis (Ob).

Kirchspiel Yli-Ii (Ijo).

100. Weissmoor bei Jouttenjärvi 3 km nördlich vom Bauernhof Kätkölä beim Fluss Iijoki, 22 km vom Fluss Siuruanjoki aufwärts. H. ü. M. 96 m, Tiefe 4 m, Sandgrund. Beim Schlämmen einer von Dr. Gunnar Brander im Jahre 1936 auf meine Bitte genommenen Gyttja-Probe wurden 18 Samen von *Najas flexilis* erhalten.



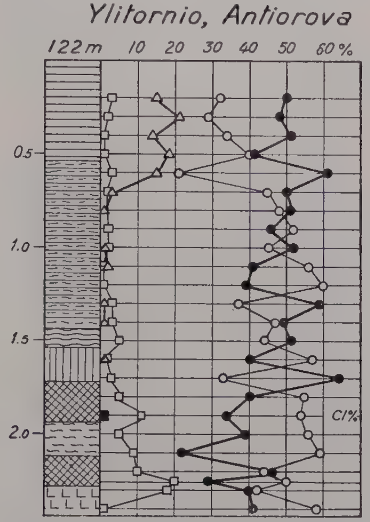


Fig. 17 und 18. Pollendiagramme von Alatornio und Ylitornio. Zeichenerklärung. S. 16.

Kirchspiel Kuivaniemi.

101. *Scheuchzeria*-Weissmoor bei Kyrönlampi, NW vom See Oijärvi. H. ü. M. c. 97 m, Tiefe 2 m, Tonboden.

Kirchspiel Simo.

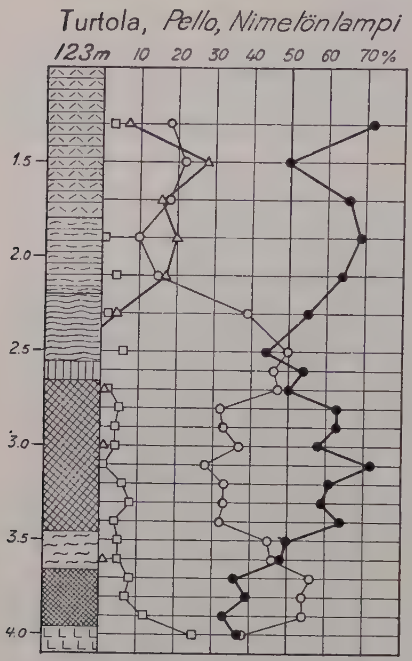
102. Martimoaapa, 17 km vom Bahnhof Simo, 5 km W vom Fluss Simojoki. Ein einziger Samen von *N. flexilis* wurde in Gyttja in einer Tiefe von 2.4 m, sowie ein Samen nebst *Carex pseudocyperus* in Dy mitten in dem See Martimonjärvi in 2.2 m Tiefe angetroffen. H. ü. M. 66 m. — Siehe BACKMAN 1935.

103. Siiviläniemenaapa bei Koivulampi. H. ü. M. 96 m, Tiefe 2.3 m. — Siehe BACKMAN 1935.

Kirchspiel Ranua.

104. Jänkäneva an der Landstrasse nach Rovaniemi, in der Nähe des Sees Juurikkajärvi. H. ü. M. 144 m, Tiefe 3 m, Tonboden. *Najas flexilis* 1 Samen. Pollendiagramm Fig. 14.

105. Matolampi an der Landstrasse nach Rovaniemi, 800 m von der Kirchspielgrenze. H. ü. M. 194 m, Tiefe 4 m, Tonboden. In einer im Jahre 1939 ge-



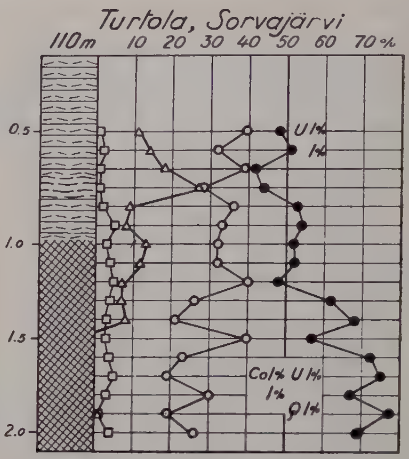


Fig. 19 und 20. Pollendiagramme von Turtola. Zeichenerklärung S. 16.

nommenen Gyttja-Probe wurden 22 Samen von *N. flexilis* angetroffen. Pollendiagramm Fig. 15.

Kirchspiel Rovaniemi.

106. Weissmoor Tervajänkä etwa 25 km S vom Marktflecken Rovaniemi, nahe des Sees Perunkajärvi und der Landstrasse nach Ranua. H. ü.m. 145 m, Tiefe 4.5 m. Pollendiagramm Fig 16.

Kirchspiel Alatornio.

107. Karttojärvi, 16 km vom Bahnhof Karunki. H. ü. M. 98 m, Tiefe 2.9 m, Tonboden. Zahlreiche *N. flexilis*-Samen.

108. Lusikkajänkä, SW vom vorhergenannten, gleich N vom Hof Nahkiaisoja. Der östliche Teil des Moores bebaut. H. ü. M. 100 m, Tiefe 3 m, harter Kiesboden. — Die Gyttja war überall mit *N. flexilis* gespickt. Pollendiagramm Fig. 17.

109. Kaakkamojärvi ca. 2 km SE vom vorhergenannten und Palovaara. H. ü. M. (70? m), Tiefe 0.8 m, Tonboden, stellenweise Kies. *N. flexilis* 3 Samen.

110. Tymäkköjärvi, ca. 2 km S von Palovaara. H. ü. M. (70? m), Tiefe 0.8 m. *N. flexilis* 1 Samen.

Kirchspiel Ylitornio.

111. Pieni-Salamalompolo (Kotilompolo) 5 km von der Kirchspielgrenze Alatornio, bei der Landstrasse Karunki—Kantamaa. H. ü. M. 107 m, Tiefe 2.2 m. *N. flexilis* 8 Samen.

112. Antiorova, Reisermoor unterhalb Saukkolampi gleich N von der Landstrasse, bei der Grenze zum Kirchspiel Rovaniemi. H. ü. M. 123 m, Tiefe 2 m. *N. flexilis* 7 Samen. Pollendiagramm Fig. 18.

Kirchspiel Turtola.

113. Jolankisuo zwischen Romakkajärvi und Lampsijärvi, ca. 700 m S von der Landstrasse. H. ü. M. 92 m, Tiefe 2.6 m, Tonboden. *N. flexilis* 1 Samen.

114. Veksariipi gleich W von Puolamajärvi. H. ü. M. 92 m, Tiefe 2 m, Tonboden. *N. flexilis* 1 Samen.

115. Kulovuoma an der Landstrasse bei »Tuomaan talo» 3.5 km S vom Dorf Pello. H. ü. M. 84 m, Tiefe 3 m, Tonboden. *N. flexilis* 1 Samen.

116. Weissmoor bei Nimetönlampi, 2 km E von Pello (Hannunranta). H. ü. M. 123 m, Tiefe 2.7 m. Unterlagert von Sand und Ancylus-Ton. *N. flexilis* 5 Samen. Pollendiagramm Fig. 19.

117. Sorvajärvi, gleich W von der Landstrasse, 12 km N von Pello. H. ü. M. 110 m, Tiefe 3 m. Die Gyttja enthielt 2 Samen von *Najas flexilis* nebst *Ceratophyllum demersum*-Blattstacheln, *Alnus glutinosa, Carex pseudocyperus, Myriophyllum spicatum, Nuphar luteum* und *Phragmites.* Pollendiagramm Fig. 20.

E. Nachtrag.

Nachdem dieser Aufsatz (ausser S. 36—38) im Jahre 1944 schon druckfertig vorlag und auch die Druckstöcke für die Karten Fig. 1—5 fertig waren, sind besonders in Ostfinnland viele neue fossile Funde von *Najas flexilis* an den Tag gekommen, über welche hier berichtet wird. Aus praktischen Gründen wird hier auch Lindbergs seit langem bekannter Fund von Loijussuo erwähnt (Nr. 121). Fast alle diese Funde stammen aus Gyttjaablagerungen mit einer besonders oligotrophen Flora. Von eutrophen Arten ist nur *Ceratophyllum demersum* auf den Lokalitäten N:o 118 und 122 angetroffen worden. — Schliesslich habe ich aus Mittel- und Süd-Österbotten (Nr. 135—143) 9 neue Funde erhalten. Diese wurden im Sommer 1947 bei den Mooruntersuchungen der Geologischen Forschungsanstalt hauptsächlich vom Forstmeister V. VALOVIRTA gemacht, der auch die Gyttjaproben untersucht hat. Für die Freundlichkeit, mir diese Funde zur Verfügung gestellt zu haben, danke ich Forstm. Valovirta, der mich auch früher bei meinen Untersuchungen in Österbotten assistiert hat.

Ostrobottnia kajanensis (Ok).

Kirchspiel Säräisniemi.

118. Kotilansuo 6 km N vom Bahnhof Jaalanka. H. ü. M. ca. 132 m, Tiefe 3 m.

Kirchspiel Kajana.

119. Syväjärvi, gleich W von der Eisenbahn, 7 km S von der Stadt. H. ü. M. ca. 160 m, Tiefe 2.8 m, Tonboden.

120. Iso-Kilolampi, an der Landstrasse 9 km S der Stadt. H. ü. M. ca 150 m, Tiefe 3—4 m, Steinboden.

Kirchspiel Kuhmo.

121. Loijussuo NE vom See Ontojärvi. H. ü. M. 160 m, Tiefe 4—6 m. — Hier fand LINDBERG (1909 b S. 193 und 1910 b S. 182) 1 Samen von *Najas flexilis* sowie u. a. *Carex pseudocyperus, Ceratophyllum demersum, Sagittaria natans* und *Zannichellia repens.*

122. Nimetönlampi ca. 3 km NW vom Kirchdorf, N vom See Ontojärvi, in der Nähe des vorhergenannten. H. ü. M. 160 m, Tiefe 4 m, Sandboden.

123. Pönkkälamminneva an der Lammasperä-Landstrasse, ca. 8 km E vom Anlageplatz der Fähre. H. ü. M. ca. 165 m, Tiefe 4 m.

124. Hoikkalampi, an der Landstrasse nach Hirvelä, 3 km von der Lammasperä-Landstrasse. H. ü. M. ca. 170 m, Tiefe 2.4 m, Tonboden.

125. Sammakkolampi in der Nähe des vorhergehenden, N von der Landstrasse. H. ü. M. ca. 170 m, Tiefe 2—3 m, Sandboden.

126. Nimetönlampi in der Nähe des Hofes Mäntylä und der Raate-Landstrasse, 13.5 km von der russischen Grenze. H. ü. M. ca. 207 m, Tiefe 2.8 m, Tonboden.

Karelia borealis (Kb).

Kirchspiel Nurmes.

127. *Scheuchzeria*-Weissmoor beim Lohinlampi-See im Dorf Porokylä, gleich S von der Landstrasse. H. ü. M. ca. 100 m, Tiefe 4.7 m, Kiesboden. Zahlreiche *N. flexilis*-Samen.

Kirchspiel Eno.

128. Ala-Härkälampi S von Ahveninen. H. ü. M. 120 + m, Tiefe 3 m. *N. flexilis*, mehrere Samen.

Kirchspiel Kontiolahti.

129. Hiidenlampi ca. 15 km W von Ahveninen, gleich S von der Landstrasse nach Juuka, nahe der Grenze des Kirchspiels Eno.

Savonia borealis (Sb).

Kirchspiel Liperi (Libelits).

130. Weissmoor bei einem kleinen Weiher W von der Landstrasse, 20 km NW von der Stadt Joensuu, ca. 1 km von der Grenze zum Kirchspiel Polvijärvi. H. ü. M. ca. 82 m, Tiefe 6 m.

131. Valkialampi 17 km NW von Joensuu, nahe der Grenze zum Kirchspiel Polvijärvi. H. ü. M. ca. 85 m, Tiefe 5 m.

Kirchspiel Polvijärvi.

132. Lavakkaneva. *Scirpus caespitosus*-Weissmoor gleich S der Landstrasse nach Kaavi, auf der Kirchspielgrenze. H. ü. M. 100 m, Tiefe 4 m.

Savonia australis (Sa).

Kirchspiel Sääminki.

133. Kolmisoppi-See. *Cassandra*-Reisermoor bei Ruhvanankylä S von Punkaharju. H. ü. M. ca. 85 m, Tiefe 3 m. Zahlreiche *N. flexilis*-Samen.

Ostrobottnia media (Om).

Kirchspiel Kaustinen.

134. Weissmoor auf der Waldparzelle der Kirchengemeinde, 2 km SW von dem Fluss Perhonjoki. H. ü. M. ca 70 m, Tiefe 4 m.

Kirchspiel Toholampi.

135. Kopsanlampi an der Landstrasse nach Ullava, nahe der Kirchspielgrenze. H. ü. M. 115 m, Tiefe 4.6 m.

136. Hongistonjärvi an der Landstrasse nach Toholampi, 10.5 km von der Wegkreuzung. H. ü. M. 112 m, Tiefe 3 m.

Kirchspiel Evijärvi.

137. Katiskanneva, 10 km WSW von der Kirche. H. ü. M. 68 m, Tiefe 4.5 m.

138. Valmossa, S des Kirchdorfes, H. ü. M. 65 m, Tiefe 3.9 m.

Kirchspiel Alajärvi.

139. Vähäjärvi an der Landstrasse 20 km in der Richtung nach Kuortane. H. ü. M. 106 m, Tiefe 2 m.

Kirchspiel Lapua (Lappo).

140. Kortesneva an der Landstrasse nach Alajärvi, 23 km vom Bahnhof Lapua. H. ü. M. 93 m, Tiefe 4.3 m.

141. Riihilammenneva an der Landstrasse nach Alajärvi, 8 km vom Bahnhof Lapua. H. ü. M. 65 à 70 m, Tiefe 3.3 m.

Ostrobottnia australis (Oa).

Kirchspiel Alavus.

142. Valkealampi 600 m S vom Haltpunkt Sääksjärvi. H. ü. M. 107 m, Tiefe 3 m.

Kirchspiel Teuva.

143. Lammasneva, 600 m N vom Haltpunkt Äystö. H. ü. M. 97 m, Tiefe 5 m.

II. Allgemeiner Teil.

In Nordamerika, wo *Najas flexilis* ihre grösste jetzige Verbreitung hat (von Britisch Kolumbia und Quebec im N bis nach Florida und Kalifornien im S), kommt sie (FRÉRE MARIE-VICTORIN S. 641) in Süss- oder Brackwasser neben *Chara* und *Nitella* sowohl in recht bedeutender Tiefe wie in sehr seichtem Wasser vor. BRITTON and BROWN erwähnen sie in Teichen und fliessendem Wasser. Unter den Begleitpflanzen werden (WEATHERBY, S. 75, WARMING-GRAEBNER, S. 605) angegeben:

Chara
Nitella
Brasenia purpurea
Heleocharis acicularis
Nuphar
Nymphaea
Potamogeton natans
Ruppia
Utricularia vulgaris
Zannichellia palustris

Über die Verhältnisse, in denen *Najas flexilis* heute in Europa lebt, wissen wir ziemlich wenig, da nur wenige Botaniker die Pflanze lebend gesehen und noch wenigere Forscher irgendwelche Beobachtungen veröffentlicht haben. Über das Vorkommen im Bodensee teilt EUGEN BAUMANN (1911, S. 162) mit: »*Najas flexilis* bildet keine eigentlichen Polster· vielmehr liegen die lockeren, ausgebreitet-niederliegenden Pflanzen, deren Stengel eine Länge von 2—10 cm erreichen, im weichen Schlamme fast ganz vergraben, und gucken kaum mit den Vegetationsspitzen aus ihrem Versteck hervor. Nur ein geübtes Auge vermag sie zu erkennen, da von der Pflanze nicht selten gar nichts zu sehen ist, so dass es eines kräftigen Zuges an geeigneten Stellen mit dem Rechen oder Hacken bedarf, den seltenen Fund ans Tageslicht zu befördern. Das ist daher leicht verständlich, dass *Najas flexilis* bis vor kurzem in unserem Gebiet vollständig übersehen wurde. Die Gesellschaft, in welcher sie im Gebiete wächst, erstreckt sich auf die gleichen Arten, wie sie bei *N. minor* angegeben wurden». Über den Fund bei Ermatingen teilt K. Bertsch (briefl. 1943) mit: »Im Bodensee (Untersee) traf ich die Pflanze im September 1933 in einer Wassertiefe von etwa 20 cm. Im Hochsommer dürfte die Stelle etwa 1.5 m Wasser aufweisen, im Spätwinter dürfte sie ganz trocken liegen.» Von Begleitpflanzen zählt Baumann (1911) folgende Arten auf, von denen alle, ausser *Chara* und *Nitella,* auch von K. Bertsch beobachtet worden sind:

Chara aspera
Nitella capitata
— hyalina
— syncarpa
Heleocharis acicularis
Litorella uniflora

Najas minor
— marina
Potamogeton gramineus
— panormitanus
— pectinatus
— perfoliatus
Ranunculus reptans

Im Usma-See in Lettland (Ozolina 1931) kommt *Najas flexilis* zerstreut in *Chara fragilis*-Beständen, auf sandig-schlammigem Grunde, in 2.5 m Tiefe, vor.

In Norwegen fand Jørgensen die Art reichlich in seichtem Wasser neben *Nitella-Arten.* Holmboe gibt an, dass sie zusammen mit *Isoëtes* und *Myriophyllum* in einem kleineren Gebiet von über 2 m Tiefe wächst.

Bezüglich Hederviken in Schweden teilt Th. M. Fries (1850) mit, dass er unmittelbar nach der ersten Senkung des Sees *Najas flexilis* spärlich in einem Areal von höchstens zwei Quadratellen, in einer Tiefe von 4 Fuss (1.3 m), auf Tonboden zusammen mit *Nuphar, Lemna trisulca, Chara pulchella* Wallr. (?), *Hypnum riparium* und *Spongilla lacustris,* vermischt mit *Potamogeton perfoliatus, P. praelongus, P. compressus, P. acutifolius* u. a. gefunden habe. Sernanders vergebliche Versuche, die Art 1907 und 1909 wiederzufinden, ergab eine gute Schilderung der Vegetation und entwicklungsgeschichte des Sees. Das Artenverzeichnis, das Sernander von der Stelle mitteilt, wo nach seiner Vermutung *N. flexilis* früher wuchs, unterscheidet sich wesentlich von dem Verzeichnis Fries'.

Nilsson (S. 140 Original schwedisch) schreibt über seinen Fund im W-Ringsjö: »rund um den ganzen westlichen Teil des Sees, einige Bootslängen vom Schilfrand entfernt, befindet sich ein Gürtel in 2—5 m Tiefe, der dort, wo der Boden nicht allzu steinig ist, fast ausschliesslich mit *Najas flexilis* bedeckt ist, die hier weit höher und schlanker wird, mit ihren ausgespreizten, wenigen Verzweigungen einen fast ununterbrochenen, braungrünen Teppich bildend. Eingemengt in grösserer oder geringerer Menge sind *Callitriche autumnalis* und *Chara* (*opaca* oder *flexilis*)». Nilsson hatte jedoch früher an den Ufern eine kleine Form in nur 1—2 Fuss Wasser gefunden.

Über den Fund von *Najas flexilis* im W Sorrödssjö in Schonen schreibt

Lillieroth: »Der See ist kräftig (über 1 m) gesenkt worden und die Höchsttiefe beträgt heute nur 0.9 m» (Original schwedisch). Die Pflanze ist über den ganzen See verbreitet, aber am reichlichsten in seinem westlichen Teil vertreten, wo sie oft so dichte submerse Wiesen bildet, dass man nur mit Mühe mit dem Boot hindurchkommen kann. Kleinere solche Wiesen bildet auch *Potamogeton rutilus,* vor allem vor dem *Typha angustifolia*-Schilfbestand im SW, wo *Najas* und *Potamogeton*-Wiesen mosaikartig miteinander wechseln. Beide Arten kommen praktisch nur auf Sedimentboden vor. Durch Vermittlung von Dozent H. Weimarck habe ich später folgende ergänzende Angaben erhalten. *Najas flexilis* tritt in einem Gebiet von 150 × 200 m auf und erreicht eine Höhe von 20—25 cm, die Wassertiefe ist 0.5 m. Die wichtigsten Begleitpflanzen sind *Alisma Plantago aquatica, Alopecurus aequalis* (schwimmende Form), *Potamogeton perfoliatus, P. pusillus, P. rutilus* (reichlich), *Sparganium Friesii.*

Norrlin hat nur unvollständige Fundangaben vom Vesijärvi-See in Finnland und vom Onega-See hinterlassen. Hans Luther (S. 63) fand im Sommer 1943 *Najas flexilis* spärlich bei Suurlahti (Velikaja guba) wieder, wo sie auf steinigem Tonboden ausserhalb des Phragmitetums in 2—4 m Tiefe zusammen mit den folgenden Arten vorkam.

Potamogeton perfoliatus hier und da.
P. pusillus ziemlich reichlich.
P. lucens ziemlich reichlich.
Elodea canadensis spärlich.
Myriophyllum alterniflorum zieml. spärlich.
Utricularia vulgaris sehr spärlich.
Isoëtes lacustre reichlich.
Drepanocladus sp. hier und da.
Nitella Wahlbergiana spärlich.
Aegagropila sp. spärlich an Seerz und toten Anodonta-Schalen.

Über den Päljärvi-Fund hat Dr. A. Vaarama folgendes mitgeteilt (Hans Luther S. 66): »Päljärvi ist ein seichter See, der Boden Detritusgyttja. Zusammen mit *Najas flexilis* kamen in 1.8—2.0 m Tiefe *Lemna trisulca, Callitriche autumnalis* und *Elodea canadensis* (pc) sowie sehr reichlich Wassermoose vor. Die Wassermoose gehörten den Arten *Drepanocladus capillifolius, D. Sendtneri, D. aduncus, Fontinalis* sp. (*hypnoides*?) und *Rhynchostegium rusciforme* var. *lacustre* an. Weiter wurden *Nitella flexilis* (cp) und *Chara fragilis* (spärlicher) verzeichnet. Die Wassermoose waren für die Bodenvegetation charakteristisch. *Najas flexilis* kam recht reichlich vor.»

Dies ist ungefähr alles, was wir über das heutige Vorkommen der Art in Europa wissen. Aus Irland und Schottland finden wir bei Nilsson vereinzelte Angaben über die Wassertiefe. Aber merkwürdigerweise fehlen für die deutschen und russischen Funde Mitteilungen über die Verhältnisse, in denen die Art lebt. — Es ist deutlich, dass *Najas flexilis* am liebsten auf weichem Schlamm- oder Tonboden wächst, wiewohl sie einige Male auch auf festem Boden angetroffen worden ist. Sie besitzt eine grosse Vertikalausdehnung, indem sie ebenso oft in seichtem Wasser 20—100 cm (Nr. 25, 37, 38, 40, 42, 43) wie in tiefem Wasser 2—6 m (Nr. 27, 35, 36, 41, 44) vorkommt. Die rezenten Funde scheinen jedoch darauf hinzudeuten, dass die Art lieber in tiefem Wasser lebt; wo sie in seichtem Wasser gefunden worden ist, hat sich nämlich immer erwiesen, dass der See kräftig gesenkt worden ist. — Über das Verhältnis der Art zur Wassertiefe schreibt Hans Luther (S. 72), »dass die Tiefwasservorkommnisse wohl die ursprünglichen sind. *Najas flexilis* findet zwar ihre optimalen Lebensbedingungen in seichtem Wasser, als konkurrenzschwach wird sie aber leicht auf grössere Tiefen verdrängt. Bei der Seesenkung geraten die Tiefwasserlokale in die Nähe der Oberfläche und *Najas flexilis* kann üppige Bestände grösserer Ausdehnung ausbilden. Es ist aber zu erwarten, dass andere, konkurrenzstärkere Arten sie wieder von den Seichtwasserlokalen auf tieferes Wasser verdrängen». Hier sei jedoch daran erinnert, dass kaum einer von den 143 finnischen Fossilfunden darauf hindeutet, dass die Art in grösserer Tiefe als 1 m lebte; in den meisten Fällen wuchs sie in seichterem Wasser.

Als Begleitpflanzen der rezenten *Najas flexilis* in Mitteleuropa verdienen vor allem genannt zu werden:

Chara spp.
Nitella spp.
Drepanocladus Sendtneri
Ranunculus aquatilis
Callitriche autumnalis
Isoëtes lacustre
— echinosporum
Litorella uniflora
Myriophyllum spp.
Najas minor (nur im Bodensee)
— marina » » »
Potamogeton crispus
— gramineus
— lucens
— panormitanus
— perfoliatus
— pusillus
Scirpus acicularis

Von Hederviken und Sorrödssjö in Schweden werden ausserdem u. a. folgende Arten angegeben, die zwar in der Nähe von *N. flexilis* wachsen, die aber nicht als eigentliche Begleitpflanzen der Art anzusehen sind:

Butomus umbellatus
Equisetum limosum
Hydroch. morsus ranae
Iris pseudacorus
Nuphar sp.
Nymphaea sp.
Phragmites comm.
Potamogeton spp.
Scirpus lacustris
Sium latifolium
Sparganium spp.
Typha spp.

Die Flora, zu der *Najas flexilis* in der Postglazialzeit gehörte, kennen wir dank den Schlammlisten, die vom Gardasee in Italien, vom Federsee in Württemberg, aus Norwegen, Schweden (vor allem Sundelin) und Finnland vorliegen, ziemlich gut.

Andersson fand bei seinen Untersuchungen in der Gegend des Gardasees in der Gyttja »eine unerhörte Menge Samen von *N. flexilis*» sowie

Chara sp. reichliche Sporenkerne
Cladium mariscus
Najas marina ziemlich allgemein
Nuphar luteum
Nymphaea alba
Potamogeton sp.
Scirpus lacustris
Tilia sp.

Vom Federsee erwähnt KARL BERTSCH 1931 u. a.:

Alisma plantago
Carex pseudocyperus
Ceratophyllum demersum
Cicuta virosa
Dryopteris Thelypteris
Hippuris vulgaris
Lycopus europaeus
Myriophyllum alterniflorum
Najas marina
Nymphaea alba
Potamogeton natans
— obtusifolius
— perfoliatus
— pusillus
Tilia platyphyllos
Trapa natans

Auch sei erwähnt, dass *Ceratophyllum submersum* (1 Same) bei Calbe an der Milde (WIEGERS S. 112) und *C. demersum* massenhaft im Schwarzsee bei Kitzbüchel (SARNTHEIN 1944) angetroffen worden sind.

Holmboes Untersuchung (BRØGGER 1909) der Gyttja des Højlandsvandet ergab folgende Fossilienliste:

Alnus glutinosa 3 Fr.
Betula verrucosa 8 Fr.
Hippuris vulgaris 1 Fr.
Najas marina 4 Samen
— flexilis mehrere Hundert Samen
Nymphaea alba
Potamogeton natans reichlich
— praelongus spärlich
— spp.
Ruppia rostellata 2 Fr.
— spiralis 2 Fr.
Scirpus lacustris 1 Nuss
Sorbus aucuparia 2 Samen

Najas flexilis-führende Ablagerungen in Schweden dürften im grossen gesehen die gleiche fossile Flora enthalten wie in Finnland, doch kommt dort *Cladium mariscus* hinzu, und *Najas marina* ist etwas gewöhnlicher als in Finnland.

Für die meisten finnischen *N. flexilis*-Lokale liegen ziemlich vollständige Listen über die geschlämmten Fossilien vor. Das folgende Verzeichnis enthält die Arten nach der abnehmenden Frequenz. Das unbedingt gewöhnlichste Fossil sind die Fruchtkerne von *Potamogeton*, die jedoch selten nach der Art bestimmt sind:

Potamogeton spp.
Alnus incana
Carex pseudocyperus
Equisetum limosum
Nuphar luteum
Ceratophyllum demersum
Najas tenuissima
Alisma plantago
Alnus glutinosa
Myriophyllum spicatum
Phragmites communis
Scirpus lacustris
Zannichellia repens
Lycopus europaeus
Nymphaea candida
Najas marina

Carex diandra
Dryopteris Thelypteris
Batrachium spp.
Ruppia spp.
Sagittaria natans
Stratiotes aloides

Da meine Fossilienlisten oft auf Schlämmung von Generalproben fussen, welche sowohl Gyttja wie Seetorf und Ton oder Sand enthalten, findet man in ihnen Arten, die nicht zu derselben Pflanzengesellschaft gehören wie *N. flexilis*. Infolgedessen sind hier nicht so gewöhnliche Fossilien wie z. B. *Betula*, *Carex inflata*, *Cicuta virosa*, *Comarum palustre* und *Menyanthes trifoliata* berücksichtigt worden, die oft in *N. flexilis*-führenden Gyttja-Ablagerungen gefunden worden sind. — Nur einige Male sind *Ceratophyllum submersum*, *Solanum dulcamara* und *Malachium aquaticum* angetroffen worden.

Die interglaziale Flora, zu der *Najas flexilis* seinerzeit in Dänemark, Deutschland, Polen und Russland gehörte, war sehr reich. Von fast allen Lokalen liegen schöne Fossilienlisten vor. Ich beschränke mich darauf, die wichtigsten Leitfossile zu nennen, die angetroffen worden sind:

Allgemeine Arten:

Alnus glutinosa (nicht in Polen und Russland)
Ilex aquifolia (nicht in Polen und Russland)
Carpinus Betulus
Corylus avellana
Picea excelsa
Tilia platyphyllos (nur in Deutschland)
Ceratophyllum demersum
Lycopus europaeus
Menyanthes trifoliata
Najas marina (in Dänemark nur 1 Fund)
Nuphar
Nymphaea
Potamogeton spp.

Hier und da gefundene Arten:

Acer campestre (nicht in Russland)
— platanoides
Cornus sanguinea (nicht in Dänemark)
Fraxinus excelsior (nicht in Dänemark).
Arctostaphylos uva ursi
Brasenia purpurea
Carex pseudocyperus
Ceratophyllum demersum
Cladium mariscus
Dulichium spathaceum
Empetrum nigrum
Eupatorium cannabinum
Hydrocotyle vulgaris
Myriophyllum spicatum
Stratiotes aloides
Trapa natans (nicht in Russland)

Arten, die nur von einzelnen Stellen bekannt sind:

Aldrovandia vesiculosa Ohlsdorf, Samostrzelniki
Euryale cfr. limburgensis Billstedt
Viscum album »
Platanus sp. Honerdingen
Quercus sessiliflora »
Tilia intermedia »
— parvifolia »

In einer Sonderklasse steht JESSENS und MILTHERS' ausgezeichnete Abhandlung mit vollständigen Fossillisten, aber auch BEYLE, STOLLER, SZAFER und WEBER haben gute solche zusammengestellt. *Najas flexilis* wird von diesen Verfassern als eine für die Interglazialzeit charakteristische Art bezeichnet.

In der Literatur, in der das Vorkommen von *Najas flexilis* in der Quartärzeit berührt ist, ist sie immer zu den nahrungsfordernden Pflanzen gerechnet worden. Um eine richtige Auffassung von den Faktoren zu erhalten, welche das Fortkommen der Art beeinflussen, wäre es notwendig, ihr Auftreten in der Gegenwart näher zu studieren. Früher lagen nur vom Bodensee (BAUMANN) und Sorrödssjö (LILLIEROTH) genauere Schilderungen der Verhältnisse vor, unter denen die Art wächst. Heute hat HANS LUTHER eine eingehende Beschreibung der beiden rezenten ostkarelischen *Najas flexilis*-Funde gegeben. Nach LUTHER sind die beiden Seen, in denen die Art dort wächst, eutroph, weisen aber stark oligotrophe Züge auf. Es ist charakteristisch, dass zu den rezenten wie gemäss meinen eigenen Beobachtungen auch fossilen Begleitpflanzen von *N. flexilis*, ausser einigen eutrophen Arten, auch viele typische oligotrophe (*Potamogeton natans, Isoëtes, Equisetum limosum, Nuphar*) gehören. Besonders in Österbotten, wo *N. flexilis* nur fossil gefunden worden ist, ist sie am häufigsten in Gesellschaft einer reichen südlichen Wärmeflora gefunden worden. Aber nicht selten ist die Art auch zusammen mit einer mageren Flora angetroffen worden, die auf sehr oligotrophe Verhältnisse hinweist. Bei der Schlämmung wurden dann neben *Najas*-Samen nur *Equisetum limosum* und kleine Fruchtkerne einer *Potamogeton*-Art erhalten. SANDEGREN (1941, S. 64), der eingehender als andere Verfasser sich mit dem Vorkommen von *Najas flexilis* in Schweden beschäftigt hat, gibt an, dass alle rezenten und fossilen *N. flexilis*-Funde in Gegenden mit kalkreichem Felsgrund oder kalkreichen Bodenarten gemacht worden sind; aus kalkarmen Gegenden liegen in Schweden keine Funde vor. Im Gegensatz hierzu steht die Tatsache, dass in dem jetzt kalkarmen Mittel-Ostrobottnien die Art auf zahlreicheren Stellen gefunden worden ist als im ganzen übrigen Europa. Die Frage nach den Trophieverhältnissen dieser Art muss also noch als unbeantwortet angesehen werden. In Finnland scheint die Art eher mesotroph gewesen zu sein.

Oben (S. 27) wurde erwähnt, dass *Najas flexilis* heute ihre grösste Verbreitung in N-Amerika hat, und man hat schon vor langer Zeit angedeutet, dass sie von dort nach Europa eingewandert sei. FRÈRE MARIE VICTORIN (1935, S. 837) sagt, dass *Najas flexilis, Eriocaulon septangulare* und *Spiranthes Romanzoffiana* eine gut definierte pflanzengeographische Kategorie mit grosser Verbreitung in Nord-Amerika vertreten, die nach dem Verschwinden der nordatlantischen Landverbindung nur einige disjunkte Lokalitäten auf dem eurasischen Kontinent an der früheren Verbindungslinie hatten. Über dieselbe Frage schreitb HEGI (1936, S. 210): »Diese Pflanze nimmt in Europa eine sehr isolierte Stellung ein. Alle näheren Verwandten (7 Arten) kommen sonst ausschliesslich in Amerika vor. Sie erinnert in dieser Eigentümlichkeit an *Eriocaulon septangulare,* deren Hauptareal nordamerikanisch ist, aber nach Westeuropa (Irland, Schottland, den Hebriden) übergreift, und nimmt hinsichtlich des Areals eine Mittelstellung ein zwischen der genannten *Eriocaulon*-Art und etwa *Spiranthes Romanzoffiana.* Bei letzterer auch nordamerikanische Vorkommen». Da *N. flexilis* rezent ihre grösste Verbreitung in NW-Europa, vor allem auf den Britischen Inseln hat (über ein Drittel aller europäischen Funde), scheint dies die Annahme einer Einwanderung über den Atlantik zu stützen. Die postglaziale Flora, zu der *N. flexilis* gehört, enthält jedoch keine aussereuropäischen Arten, und auch keine Arten mit einer solchen spezifischen Verbreitung in Europa, welche den erwähnten Gedanken stützen könnten. Von umso grösserem Interesse ist in dieser Beziehung die von BAAS 1932 bei Schwanheim gefundene reiche und spezifische »frühdiluviale» Flora, die nach seiner Ansicht Überreste einer tertiären Flora bildet, welche die Eiszeit überlebt hat. Wir finden hier eine merkwürdige Mischung von südlichen und nordischen Formen sowie aussereuropäischen Arten. Vor allem der Fund der ostasiatischen *Eucomia ulmoides* und *Hamamelis* sp. zusammen mit den beiden rezenten *N. flexilis*-Funden in dem wenig erforschten Sibirien weisen auf die Möglichkeit einer Einwanderung nach Europa von Nord-Amerika über Sibirien hin. Die Frage muss jedoch offen bleiben, da unsere Kenntnisse sowohl der rezenten wie der postglazialen Flora Sibiriens allzu unvollständig sind.

Fig. 1 zeigt uns die rezente und die ehemalige Verbreitung von *Najas flexilis* in Europa. Von den 47 *rezenten Fundorten* liegen 17 auf den Britischen Inseln, 7 in der mitteleuropäischen Tiefebene, 8 in Schweden und 2 in Norwegen. Es verdient jedoch hervorgehoben zu werden, dass unsere Kenntnis von der europäischen Verbreitung der Art heute noch äusserst mangelhaft ist. Schon NILSSON (1881) zieht als Erklärung hierzu die geringe Grösse und das völlig submerse, oft in die Tiefe von mehreren Metern verlegte Vorkommen der Art heran, einen Umstand, der es verständlich macht, dass die Art leicht übersehen worden ist und dass ihre Auffindung in den meisten Fällen durch den Zufall bedingt gewesen und bei der Suche nach ganz anderen Sachen erfolgt ist. Man vergleiche in diesem Zusammenhang auch die oben (S. 27) angeführte Äusserung BAUMANNS. Es besteht darum kein Zweifel darüber, dass sich die Anzahl der rezenten Funde durch künftiges planmässiges Nachsuchen noch mehren wird. Dafür sprechen u. a. die neuesten Funde in Schonen (HALLBERG, LILLIEROTH) und Onega-Karelien (LUTHER). — Die rezente Verbreitung fällt bis auf einen Fund in Südengland (Dorset) und einen in Russland (Samara) mit dem ehemals vergletscherten Gebiet zusammen. Auch sämtliche postglazialen Funde sind innerhalb der genannten Gebiete und, bemerkenswerterweise, innerhalb der Grenze der letzten Vereisung gelegen. Ausserhalb derselben fallen nur die Funde in Sachsen (Nr. 4) und Hannover (Nr. 4 a). Die Art hat während postglazialer Zeit sicher eine weite Verbreitung auf den Britischen Inseln, in Fennoskandien sowie in den vergletscherten Gebieten der Alpen gehabt. Es wird sich künftig sicherlich herausstellen, dass die Erklärung der spärlichen Anzahl der Fossilfunde auf den Britischen Inseln (5 Funde) und in Norwegen (6 Funde) in dem mangelnden Interesse für die paläontologische Forschung in jenen Ländern zu suchen ist. — Besonders bemerkenswert ist die ausserordentlich grosse Häufigkeit der Art in vergangenen Perioden in Finnland. Von den insgesamt 218 bekannten Postglazialfunden in Europa entfallen 143 (65 %) auf Finnland; einzig aus Österbotten liegen 113 Funde vor, also weit mehr als aus dem ganzen übrigen Europa zusammen (74). Es mag sein, dass gerade Österbotten den Gegenstand von intensiveren und auch mehr planmässig durchgeführten phytopaläontologischen Untersuchungen als die übrigen Teile Europas gebildet hat; ausser allem Zweifel bleibt jedoch, dass der Schwerpunkt der europäischen Verbreitung der Art sich eben hier befunden hat. *Najas flexilis* ist nicht die einzige Pflanze, die ehemals gerade in Österbotten eine seltsam ausgedehnte Verbreitung weit ausserhalb ihres heutigen Verbreitungsgebietes besessen hat. Dasselbe gilt nämlich auch für *Najas tenuissima, Carex pseudocyperus, Lycopus europaeus* und einige andere Florenelemente der postglazialen Wärmezeit. Die Ursache ihrer ehemals weiten Verbreitung ist sicherlich in der Landhebung zu suchen, die eben in jenen Gegenden zumal während der Ancylus-Periode und im Beginn der Litorina-Zeit hohe Beträge erreichte. Ich werde bei späterer Gelegenheit bei Erörterung der übrigen hierhergehörenden Arten näher auf diese Frage eingehen. Vgl. auch Punkt 3 im nachstehenden aus SANDEGREN 1932.

Es verdient genannt zu werden, dass früher, soviel ich weiss, von GAMS (1926) kleiner und BERTSCH' (1934) schematischer Karte abgesehen, nur eine Verbreitungskarte von MATHEWS vorliegt, welche jedoch in hohem Grade nicht nur unvollständig, sondern direkt fehlerhaft ist.

Die interglazialen Funde häufen sich längs der Grenze der letzten Vereisung und zwar vornehmlich dicht ausserhalb derselben. In ganz isolierter Lage ausserhalb der vergletscherten Gebiete finden wir die interessante Ablagerung in Schwanheim (BAAS). In Russland scheint *Najas flexilis* während des Interglazials ziemlich selten gewesen zu sein. SUKATSCHEW erwähnt nur drei Funde aus insgesamt 46 derzeit bekannten Ablagerungen.

SANDEGREN (1920, 1932, 1941) hat eingehend die Frage betreffs des postglazialen Auftretens von *Najas flexilis* in Fennoskandien erörtert. An Hand des schwedischen pollendatierten Fundmaterials kommt der Autor (1932, p. 242; schon im Jahre 1920 in schwedischer Sprache ausgesprochen) zu dem Ergebnis, dass

»1. *Najas flexilis* während der allerältesten Periode der borealen Zeit nach Schweden kam.

2. dass *Najas flexilis* hier seine unvergleichlich grösste Verbreitung während der borealen Zeit hatte und schon während der atlantischen Zeit an Frequenz schnell abzunehmen begann, weshalb ihre jetzige Seltenheit nicht allein durch die viel später eintretende postglaziale Klimaverschlechterung erklärt werden kann.

3. dass *Najas flexilis* während des späteren Teils der postglazialen Zeit noch immer in Schweden vorkam, doch wahrscheinlich nur an vereinzelten Stellen, und zwar hauptsächlich durch Einwanderung in Gegenden, die durch Landhebung sukzessiv entstanden waren.»

Es war zuerst SANDEGREN (1920), der die Aufmerksamkeit der Forscher auf diese interessante Pflanze lenkte. Sämtliche postglazialen Funde (mit Ausnahme des italienischen) leiten sich demnach erst aus den zwanziger und dreissiger Jahren dieses Jahrhunderts her. Von mehreren Forschern sind auch Versuche zur Bestimmung des Alters dieser Funde unternommen worden. So verlegt PAUL (1924, 1925) die Funde aus Bayern (Nr. 9), Baden (Nr. 15) und der Schweiz (Nr. 17) in die atlantische Zeit (in das frühe Litorina). GALENIEKS schreibt auf Grund der Pollenuntersuchung die lettischen Funde Nr. 20 und 22 der borealen Zeit (der Ancylusperiode) zu. Sämtliche württembergischen Funde sind nach BERTSCH (1931) jungen Datums (Bronzezeit—Steinzeit). Die irischen Funde sind gemäss KNUD JESSEN (briefl.) boreal.

Wenden wir uns sodann dem Alter der finnischen *Najas flexilis*-Funde zu, so möge zuallernächst erwähnt werden, dass der Fund von Nyland und sämtliche Funde von der Karelischen Landenge mutmasslich in die Ancylusperiode zu verlegen sind. Sie sind jedoch durchgehends in einer Zeit gemacht worden, als die Pollenanalyse noch nicht Eingang gefunden hatte, und darum ist die Altersbestimmung nicht völlig sicher. — Sämtliche åländischen Funde sind jung, aus der Zeit kurz nach der Verhäufigung der Fichte. Die zahlreichen Fossilfunde aus Österbotten geben uns weitgehende Möglichkeiten zur zeitlichen Bestimmung des ersten Auftretens der Art in jenen Gegenden und ihres späteren Aussterbens daselbst. Leider ist heute erst nur ein Teil des Materials pollendatiert. In Österbotten gelangen wir jedoch schon durch die Höhenlage der Vorseen zum maximalen Alter der Ablagerungen und der Funde. Von der Küste des Bottnischen Meerbusens steigt das Land ziemlich gleichmässig gegen die das Binnenseegebiet begrenzende

Wasserscheide an. Die höchsten Moore sind hier in einer Meereshöhe von 170—210 m gelegen. Die säkulare Landhebung beläuft sich nach WITTING an der Küste Österbottens in der Gegend von Jakobstad auf 90 cm und in der Gegend von Kemi auf etwa 110 cm; diese Werte sind während früherer Jahrtausende sicher noch höher gewesen. Nach der Verhäufigung der Fichte in Österbotten hat sich das Land hier so weit gehoben, dass sich das damalige Meeresufer heute bei etwa 57 m ü. d. M. befindet; die Litorinagrenze zeigt in Küstennähe in den Kirchspielen Sievi und Pyhäjoki den Wert 104 m, weiter landeinwärts, in Haapavesi, etwa 95 m (BACKMAN und CLEVE-EULER). Im nördlichen Österbotten finden wir die Litorinagrenze bei 97 m in Nedertorneå (35 km von der Küste) und bei 83 m in Turtola (110 km landeinwärts).

Nachstehende Zusammenstellung zeigt uns die Verteilung von 94 süd- und mittelösterbottnischen *Najas flexilis*-Lokalen auf fünf verschiedenen Höhenbereichen, ebenso die Anzahl der Funde im prozentischen Verhältnis zu den in den betreffenden Höhenbereichen untersuchten Vorseen (insges. etwa 430).

A.	35— 65 m	ü. d. M.	8	*N. flexilis*-	Funde,	12	%	von	untersuchten	Vorseen
B.	65—105 m	»	12	»	»	10	»	»	»	»
C.	105—115 m	»	29	»	»	60	»	»	»	»
D.	115—145 m	»	40	»	»	40	»	»	»	»
E.	145—170 m	»	5	»	»	7	»	»	»	»

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass: die A-Funde die jüngsten sind und sich aus der Zeit während und nach der Verhäufigung der Fichte herleiten; die B-Funde Litorinaablagerungen zufallen; die C- und D-Funde in den Bereich zwischen der Litorina- und der Ancylusgrenze fallen; die E-Funde im grossen betrachtet aus Gebieten oberhalb der Ancylusgrenze stammen.

Es mag ohne weiteres natürlich erscheinen, das relative Alter eines *Najas flexilis*-Fundes (in bezug auf Ancylus, Litorina oder die Zeit der Verhäufigung der Fichte) einfach nach den Höhenbereichen zu bestimmen, aus denen die betreffenden Funde stammen. Wie aber aus dem folgenden zu ersehen sein wird, ist dies oberhalb der Litorinagrenze nicht möglich. Ich bin früher geneigt gewesen, die grosse Anzahl der Funde von den C-, D- und E-Niveaus oberhalb der Litorinagrenze (insges. 72) in der Hauptsache in die Ancylusperiode zu verlegen, ein Gedanke, für welchen ich in folgender Äusserung SANDEGRENS (1920, S. 160, in Übersetzung) bezüglich der von mir i. J. 1919 veröffentlichten 12 Fossilfunde eine Stütze gefunden habe: »Sämtliche Fundorte mit Ausnahme des Piipsanneva liegen somit oberhalb der Litorinagrenze, und *Najas flexilis* dürfte daher dort während der späteren Hälfte der borealen Zeit und in der ersten Hälfte der atlantischen gelebt haben.» In Betreff der meisten von den 14 Pollenanalysen, die mir jetzt aus mittelösterbottnischen Mooren vorliegen, hat es sich indessen gezeigt, dass die *Najas flexilis*-führende Gyttja erst während der Litorinazeit gebildet worden ist; nur aus dem in Kärsämäki gelegenen Hangasneva-Moor hat sich ein sicherer Ancylus-Fund nachweisen lassen, doch sind wohl auch die Funde aus Perho von gleichem Alter. Man dürfte mithin zu der Ansicht berechtigt sein, dass *Najas flexilis* ihre grösste Verbreitung im mittleren Österbotten während der ersten Hälfte der Litorinazeit erreicht hat, obwohl ihre Einwanderung freilich schon während der Ancylusperiode erfolgt war. Eine solche Auffassung erhält vortreffliche Stütze durch die Tatsache, dass sämtliche 18 nordösterbottnischen Funde von mir in die Litorinaperiode verlegt worden sind. Von diesen 18 Funden sind nämlich 12 bei oder unterhalb der Litorinagrenze gelegen, die übrigen 6 stammen von höhergelegenen Niveaus; diese Funde sind indessen pollenanalytisch der Litorinaperiode zugewiesen worden (möglicherweise leitet sich jedoch das Tervajänkä-Vorkommnis von dem Ende der Ancylus-periode her). Im Martimoaapa-Moor (Nr. 102) hat die Art noch zur Zeit der Verhäufigung der Fichte gelebt, und nur wenig älter sind auch die Funde aus Kaakkamojärvi, Tymäkköjärvi und Sorvajärvi.

Wie ist es nun zu erklären, dass *Najas flexilis* wenigstens in Westfinnland — von Åland hinauf bis nach Nordösterbotten — ihr bestes Gedeihen während der Litorinazeit gefunden hat, während die Zeit ihrer unvergleichlich grössten Ausbreitung in Schweden in den Anfang der Ancylusperiode fällt? Schon die Verbreitungskarte (Karte 1) zeigt wie mir scheint, dass die Art beim Zusammenschrumpfen des Landeises dem sich zurückziehenden Eisrand in den Spuren gefolgt ist. Es erscheint daher durchaus natürlich, dass man die ältesten postglazialen Vorkommnisse der Grenze der letzten Vereisung am nächsten findet, sowie dass die *Najas flexilis*-führenden Ablagerungen um so jünger werden, je mehr man sich von der ebengenannten Grenze entfernt. Eine Stütze für die Richtigkeit dieses Gedankens habe ich bei SAMUELSSON gefunden, welcher 1934 (S. 191) schreibt, dass »unsere Wasserflora in Südschweden mit geradezu erstaunlicher Schnelligkeit unmittelbar nach der Abschmelzung des Landeises und auch bezüglich der am meisten wärmeliebenden Arten jedenfalls vor Ende der Ancyluszeit eingewandert ist». GAMS (1935, S. 23) erwähnt, dass »sich unmittelbar nach dem letzten Stadium (Daun, Salpausselkä III) die Hasel und mehrere wärmeliebende Sumpf- und Wasserpflanzen (so *Cladium*, *Carex pseudocyperus*, *Najas flexilis*) explosionsartig, viel rascher als im D- und E-Interglazial und weit über ihr heutiges Areal ausbreiten». Es ist demnach natürlich, dass die südschwedischen *Najas flexilis*-Funde alten Datums (boreal) sind, und es dürfte kaum als Zufall zu betrachten sein, dass die zwei nördlichsten

Funde SANDEGRENS aus Uppland und Gästrikland die jüngsten (subboreal) in ganz Schweden sind; diesen am nächsten liegen auch die zwei nächstjüngsten Funde aus atlantischer Zeit in Närke und Södermanland. Künftige Untersuchungen werden mit ziemlich grosser Gewissheit erweisen, dass *Najas flexilis* sich aus Gästrikland im südlichen Schweden im Laufe der Litorinaperiode noch weiter nordwärts, vielleicht gar bis Hudikswall ausgebreitet hat. Viel weiter nördlich ist die Art auf diesem Wege wohl nicht gekommen, wie man aus dem Umstand schliessen mag, dass mir bei meinen Untersuchungen der fossilen Flora von 54 Vorseen im Gebiet von Hernösand und Håsjö im Süden bis Luleå im Norden im Jahre 1947 kein einziger Fossilfund der Art begegnet ist. Der einzige nordschwedische Fund, — er stammt aus Övertorneå, — schliesst sich an die Verbreitung in Nordösterbotten an, wo die Art seinerzeit eine weite Verbreitung aufgewiesen hat und von wo aus dann offenbar auch die Einwanderung erfolgt ist. Es verdient erwähnt zu werden, dass ich die Art in Österbotten nördlich der Breite von Torneå an 15 Lokalen angetroffen habe; insgesamt 75 Vorseen sind dort untersucht worden. Gegen dieses Faktum hebt sich nun scharf der Umstand ab, dass aus Nordschweden nur ein einziger Fossilfund vorgebracht worden ist, trotzdem sich die Anzahl der nördlich Luleå untersuchten Vorseen auf 42 beläuft. Die Art ist also ehemals in Nordschweden äusserst selten gewesen, und ich glaube nicht, dass sie sich hier südwärts weiter als höchstens bis Luleå auffinden lassen wird. Die zwischen den zwei schwedischen Verbreitungsgebieten der Art vorhandene Lücke würde in solchem Falle bemerkenswerterweise mit demjenigen Gebiet zwischen Luleå und Hernösand an der Küste des Bottnischen Meerbusens zusammenfallen, wo sich gemäss SAURAMO ein Rest des Landeises während der Rhabdonemazeit (etwa 7000 v. Chr.) befunden hat. Es ist jedoch schwierig, einen Ursachenzusammenhang zu finden zwischen dem Vorhandensein jenes Landeisrestes und dem Fehlen von fossiler *Najas flexilis* in eben demselben Gebiet, indem die Art, nach den nordösterbottnischen Fossilfunden zu schliessen, kaum wohl früher als um 5000—4000 v. Chr. in die Gegend von Luleå eingewandert sein kann.

Literatur.

AARIO, LEO, 1932. Pflanzentopographische und paläogeographische Mooruntersuchungen in N-Satakunta. — Fennia 55.

ANDERSSON, Gunnar, 1896. Svenska växtvärldens historia. — Stockholm.

—»— 1898. Studier öfver Finlands torfmossar och kvartära flora. — Fennia 15.

—»— 1910. Beiträge zur Kenntnis des spätquartären Klimas Norditaliens. — Die Veränderungen des Klimas seit dem Maximum der letzten Eiszeit. 11 intern. Geologkongr. Stockholm.

ASCHERSON und GRAEBNER, 1929. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. V:2.

BAAS, JOSEF, 1932. Eine frühdiluviale Flora im Mainzer Becken. — Zeitschrift für Botanik. 25.

BACKMAN, A. L., 1919. Torvmarksundersökningar i mellersta Österbotten (Resumé: Mooruntersuchungen im mittleren Österbotten). — Acta. forest. fenn. 12.

—»— 1934. Om den åländska skogens förhistoria. (Resumé: Über die Vorgeschichte des åländischen Waldes.) — Acta forest. fenn. 40.

—»— 1935. Die nördlichsten Fossilfunde von Najas flexilis und Carex pseudocyperus in Finnland. — Soc. Scient. Fenn. Comment. Biol. V:3.

—»— 1937. Oxpina torvmark i Hammarland på Åland. — Geol. Fören. Stholm Förhandl. 59.

—»— 1939. Österbottens kvartära flora. — Manuskript.

—»— 1941. Najas marina in Finnland während der Postglazialzeit. — Acta bot. fenn. 30.

—»— 1943. Ceratophyllum submersum in Nordeuropa während der Postglazialzeit. — Ibid. 31.

—»— und CLEVE-EULER, ASTRID, 1937. Om Litorinagränsen i Haapavesi och diatomacéfloran på Suomenselkä. — Acta Soc. pro F. Fl. Fenn. 60.

BAUMANN, EUGEN, 1911. Die Vegetation des Untersees (Bodensee). — Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde. Suppl.-Bd 1.

—»— 1925. Über Naias flexilis Rostkov. et Schmidt. — Mitt. Bad. Landesver. f. Naturk. und Naturschutz in Freiburg i. Br. N. F. Bd 1 H. 16/17.

—»— 1928. Beiträge zur Flora des Bodensees und des Rheingebiets. — Mitteil. der Thurgauischen Naturforsch. Gesellschaft. (Nach Prof. K. Jessen.)

BELL, W., 1909. The Botanical Exchange Club of the British Isles. Report for 1908. — Oxford.

BERTSCH, FRANZ, 1935. Das Pfrunger Ried und seine Bedeutung für die Florengeschichte Südwestdeutschlands. — Beiheft zum Botan. Centralbl. Bd 54. Abt. B.

BERTSCH, KARL, 1926. Die Pflanzenreste aus der Kulturschicht der neolitischen Siedlung Riedschachen bei Schussenried. — Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und Umgebung. 54.

—»— 1928. Das Enzisholzried bei Schussenried. — Veröffentl. d. Staatl. Stelle für Naturschutz beim Württemb. Landesamt für Denkmalpflege.

—»— 1929. Waldgeschichte des württembergischen Bodenseegebiets. — Verein für Geschichte des Bodensees und Umgebung. (Citiert nach K. Bertsch, briefl. Mitteil.)

—»— 1931. Paläobotanische Monographie des Federseerieds. — Bibl. Botan. 103.

—»— 1935. Der deutsche Wald im Wechsel der Zeiten. — Tübingen.

—»— 1936. »Fundberichte aus Schwaben.» (Citiert nach K. Bertsch, briefl. Mitteil.)

—»— 1940. Geschichte des deutschen Waldes. — Jena.

BEYLE, M., 1931. Verzeichnis der fossilen und subfossilen Blütenpflanzen Schleswig-Holsteins und ihrer Fundorte. — Schr. Naturw. Vereins Schleswig-Holsteins. 19.

—»— 1933. Über ein altes Torflager in Bramfeld im südlichen Holstein. — Mitt. Miner.-Geol. Staatsinstitut Hamburg. 14.

—»— und KOLUMBE, E., 1935. Neue Aufschlüsse von zwischeneiszeitlichen Mooren im Altonaer Stadtgebiet. — Altonaische Zeitschrift. Bd 4.

—»— und GRIPP, KARL, 1937. Das Interglazial von Billstedt (Öjendorf). — Mitt. Miner.-Geol. Staatsinstitut Hamburg. 16.

—»— und KOLUMBE, E., 1940. Neue Interglaziale aus Schleswig-Holstein und Hamburg. Ibid. 17.

BRITTON, N. and BROWN, A., 1936. An Illustrated Flora of the Northern United States, Canada and the British Possessions. 2 Ed. Vol. I.

BRØGGER, A. W., 1909. Et fund af en benpil med flintegger fra yngre stenalder. — Norg. geol. tidsskr. I. Nr 12.

CAJANDER, A. K., 1913. Studien über die Moore Finnlands. — Acta forest. fenn. 2.

DOKTUROWSKY, W. S., 1922. Sümpfe und Torfmoore, ihre Entwicklung und ihr Aufbau. — Moskau. (Russisch).

—»— 1925. Über die Stratigraphie der russischen Torfmoore nebst Angaben zur interglazialen Flora. — Geol. Fören. i Stholm Förhandl. 47.

—»— 1929. Die interglaziale Flora in Russland. — Ibid. 51.

—»— 1930. Übersicht der Mooruntersuchungen in der USSR. — Pedology. 4.

—»— 1932. Neue Angaben über die interglaziale Flora in der USSR. — Abh. Naturw. Verein zu Bremen. Sonderheft zum 28. Bd.

DRUCE, G. C., 1915. The Botanical Society and Exchange Club of the British Isles. Report for 1914, Vol. IV, Part I. Abroath.

—»— 1932. The Comital Flora of the British Isles. — Abroath.

FERNALD, M. L., 1923. Notes on the Distribution of Najas in Northeastern America. — Rhodora. 25.

—»— 1929. Some Relationships in the Floras of the Northern Hemisphere. — Proc. internat. Congr. Plant. Sciences. 2.

FRIES, TH. M., 1850. Anteckningar under en botanisk excursion i Uppland 1850. — Bot. Notiser.

FRÜH, J. und SCHRÖTER, C., 1904. Die Moore der Schweiz. — Beiträge zur Geologie der Schweiz, geotechnische Serie, III Lief.

GALENIEKS, MARIA, 1931. Pollen Analysis from Some Bogs in Eastern Latvia. — Acta Univ. Latv., Agr. ord. ser. I:14. Riga.

—»— 1935. The Development of Bogs and Forests in the Post-glacial Period in Latvia. — Ibid. II: 20.

GAMS, H. und NORDHAGEN, ROLF, 1923. Postglaziale Klimaänderungen und Erdkrustenbewegungen in Mitteleuropa. — Landeskundl. Forsch. von Geogr. Gesellschaft in München. H. 25.

—»— 1926. Aus der Geschichte der Flora und Fauna am Bodensee. — Verein für Geschichte des Bodensees und Umgebung. 53.

—»— 1927. Die Geschichte der Lunzer Seen, Meere und Wälder. — Int. Revue d. Hydrobiologie und Hydrographie. Bd 18.

—»— 1935. Beiträge zur Mikrostratigraphie und Paläontologie des Pliozäns und Pleistozäns von Mittel- und Osteuropa und Westsibirien. — Eclogae Geol. Helvet. Vol. 28, Nr 1.

GAWLOWSKA, M., 1935. Jezierze (Najas) w dyluwium polskiem. — Starunia 6. Krakau. Citiert nach Gams, briefl. Mitteil.

GILBERT, MARGARETA, 1939. Pollenanalytische Untersuchungen im Gebiet der reichen Moränenböden in NO Kurzeme. — Arb. a. d. biol. Forschungsstelle des Herder-Instituts Riga. Nr 19.

GLÜCK, H., 1936. Pteridophyten und Phanerogamen in A. PASCHER, Die Süsswasserflora Mitteleuropas. H. 15.

GODWIN, H. and MITCHELL, G. F., 1938. Stratigraphy and development of two raised bogs near Tregaron, Cardiganshire. — The New Phytologist. Vol. 37. S. 447.

HALLBERG, JOHN, 1940. Utbredningen i Skåne av Najas flexilis (Willd.) Rostk. et Schmidt. — Bot. Notiser.

HECK, H.-L., 1928. Über ein neues Vorkommen von interglazialem Torfe und Tone bei Rinnersdorf (nahe Schwiebus) in der östlichen Mark Brandenburg. — Jahrb. Preuss. Geol. Landesanstalt. 49.

HEGI, GUSTAV, 1936. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd. I. 2 Aufl.

HJELT, HJALMAR, 1892. Conspectus Florae Fennicae. Pars II. — Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn. 5.

HOLMBERG, OTTO, R., 1922. Skandinaviens flora. — Stockholm.

HOLMBOE, JENS, 1903. Planterester i norske torvmyrer. — Christiania Vidensk. Selsk. Skrift. I. Math. Naturv. klass. Nr 2.

HORN, E., 1912. Die geologischen Aufschlüsse des Stadtparkes in Winterhude und des Elbtunnels und ihre Bedeutung für die Geschichte der Hamburger Gegend in postglazialer Zeit. — Zeitschrift Deutschen Geol. Ges. B. Monatsberichte.

JESSEN, KNUD, 1936. Palaebotanical Report on the Stone Age Site at Newferry, County Londonderry. Appendix I to HALLAM L. MOVIUS, A Neolithic Site on the River Bann. — Proceedings of the Royal Irish Academy, vol. 43. Sect. C, No 2.

—»— and MILTHERS, V., 1928. Stratigraphical and Paleontological Studies of Interglacial Fresh-water Deposits in Jutland and Northwest Germany. — Danm. Geol. Unders., II Raekke, 48.

JÖRGENSEN, E., 1899. Nogle for vor flora nye planter. — Bergens Museums Aarbog 1898, N:o 9.

KELLER, P., 1928. Pollenanalytische Untersuchungen an Schweizer Mooren und ihre florengeschichtliche Deutung. — Veröff. Geobot. Inst. Rübel. 5.

—»— 1931. Die Postglaziale Entwicklungsgeschichte der Wälder von Norditalien. — Ibidem H. 9 (S. 141, 144, 149).

KOMAROV, V. L., 1934. Flora USSR. I. — Leningrad.

KUMMER, G., 1939. Die Flora des Kantons Schaffhausen. 2 Lief. — Mitteil. der Naturf. Gesellschaft Schaffhausen. (Citiert nach K. Bertsch und H. Gams, briefl. Mitteil.)

LEHMANN, EDUARD, 1896. Nachtrag (I) zur Flora von Polnisch-Livland. — Dorpat.

LILLIEROTH, SIGVARD, 1943. Bidrag till Skånes flora. 19. Om den recenta utbredningen av Najas flexilis och Potamogeton rutilus i Skåne. — Bot. Notiser.

LINDBERG, HARALD, 1900. De i Finland förekommande arterna av slägtet Najas. — Meddel. Soc. Fauna et Flora Fenn. 25.

—»— 1909 a. Taraxacum crocodes Dahlst. funnen i Finland. — Ibid. 35.

—»— 1909 b. Meddelande. — Ibid. 35 (S. 193).

—»— 1910 a. Botaniska meddelanden. 2. Nya fyndorter för Najas flexilis (Willd,) Rostk. et Schm. och Najas tenuissima A. Br. — Ibid. 36.

—»— 1910 b. Phytopaläontologische Beobachtungen als Belege für postglaziale Klimaschwankungen in Finnland. — Postglaziale Klimaveränderungen. Stockholm.

—»— 1911. Subfossila växtfynd belysande florans utveckling. — Atlas över Finland. 1910. Text I. Kartblad 20.

—»— 1914 a. Resultaten av de fytopaleontologiska undersökningarna inom Helsinge härad. — Finska Mosskulturf. Årsbok.

—»— 1914 b. In MALM und RANCKEN: Redogörelse för Finska Mosskulturföreningens torfmarksundersökningar. V. Helsinge härad. — Ibid.

—»— 1916 a. In MALM und RANCKEN: Redogörelse för Finska Mosskulturföreningens torfmarksundersökningar. IX. Loimijoki härad. — Ibid.

—»— 1916 b. Hvilka vittnesbörd lämnar phytopaleontologin om vårt lands och dess floras utvecklingshistoria sedan istiden samt rörande tiden för människans första uppträdande i landet? — Öfvers. af Finska Vetensk.-Soc. Förh. Bd. 58 Afd. C. Nr 2.

LINDMAN, C. A. M., 1926. Svensk Fanerogamflora. — Stockholm.

Luther, Hans, 1945. Über die rezenten Funde von Najas flexilis (Willd.) Rostk. & Schmidt in Ostfennoskandien. — Memor. Soc. pro F. et Fl. Fenn. 21.

Magnus, P., 1870. Beiträge zur Kenntnis der Gattung Najas L. — Berlin.

Marie-Victorin, Frère, 1935. Flore Laurentienne. — Montréal.

Matthews, J. R., 1937. Geographical relationships of the British Flora. — The Journal of Ecology XXV.

Nilsson, N. Hjalmar, 1881. Najas flexilis (Willd.) Rostk. & Schmidt och dess förekomst i Sverige. — Bot. Notiser.

Norrlin, J. P., 1871. Bidrag till Sydöstra Tavastlands Flora. — Notiser ur Sällskapets pro F. et Fl. Fenn. förhandl. 11.

—»— 1871. Flora Kareliae onegensis I. — Ibid. 13.

Nyman, C. Fr., 1878—84. Conspectus Florae Europae. — Örebro (S. 685).

—»— 1889, 1890. Conspectus Florae Europae supplementum (S. 289).

Ozolina, E., 1931. Über die höhere Vegetation des Usma-Sees. — Acta Horti Bot. Univ. Latviensis Nr. VI:1.

Paul, H., 1924. Das subfossile Vorkommen von Najas flexilis Rostk. u. Schmidt in Süddeutschland. — Mitt. Bayer. Bot. Gesellschaft. IV. 4.

—»— 1925. Nachtrag zu »Das subfossile Vorkommen von Najas flexilis Rostk. und Schmidt in Süddeutschland.» Ibid. IV. 5.

—»— und Ruoff, S., 1927. Pollenstatistische und stratigraphische Mooruntersuchungen im südlichen Bayern. — Ber. Bayr. Botan. Ges. XIX.

Praeger, Robert Lloyd, 1901. Irish Topographical Botany. — Dublin.

—»— 1934. The Botanist in Ireland. — Dublin.

Samuelsson, Gunnar, 1916. Über den Rückgang der Haselgrenze und anderer pflanzengeographischer Grenzlinien in Skandinavien. — Bull. of the Geol. Instit. of Upsala. Vol. XIII.

—»— 1934. Die Verbreitung der höheren Wasserpflanzen in Nordeuropa. — Acta Phytogeogr. Suecica. VI.

Sandegren, Ragnar, 1920. Najas flexilis i Fennoskandia under postglacialtiden. — Sv. Botan. Tidskrift. 14.

—»— 1932. Einige neue Funde von fossilen Najas flexilis in Schweden. — Abh. Naturw. Verein zu Bremen. Sonderheft zum 28. Bd.

—»— 1941. Om den forna och nutida förekomsten av Najas flexilis i Sverige. — Botan. Notiser.

Sarnthein, R. von, 1944. Moor- und Seeablagerungen aus den Tiroler Alpen. III. — Beih. Bot. Centralbl. (Citiert nach briefl. Mitteil. vom Verf.)

Sauramo, Matti, 1941. Die Geschichte der Wälder Finnlands. — Geologische Rundschau, Bd II, Heft 4/5.

Sernander, R., 1910. Sjön Hedervikens vegetation och utvecklingshistoria. — Sv. Botan. Tidskrift, Bd 4, H. 1.

Soergel, W., 1937. Die Vereisungskurve. — Berlin.

Stark, Peter, 1925, 1927. Die Moore des badischen Bodenseegebiets. I, II. — Ber. Naturf. Gesellschaft zu Freiburg. 24, 28.

—»— Firbas, Franz, Overbeck, Fritz, 1932. Die Vegetationsentwicklung des Interglazials von Rinnersdorf in der Östlichen Mark Brandenburg. — Abh. Naturw. Verein zu Bremen. Sonderheft zum 28 Bd.

Steinberg, Kurt, 1944. Zur Spät- und nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte des Unterreichsfeldes. — »Hercynia» Bd III, S. 581.

STOLLER, J., 1908. Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Flora (besonders Phanerogamen) Norddeutschlands. I. — Jahrb. Königl. Preuss. Geol. Landesanstalt.

—»— 1926. Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Flora (besonders Phanerogamen) von Norddeutschland. III. — Ibid. 47. Beyschlag-Band.

SUKATSCHEW, W. N., 1905. Najas tenuissima A. Br. im Gouv. Novgorod. — Berichte der Biolog. Süsswasserstation d. Kaiserl. Naturforscher-Gesellschaft zu St. Petersburg.

—»— 1936. Grundzüge der Entwicklung der Vegetation in der UdSSR im Pleistozän. — Beiträge zur Kenntnis des Quartärs der UdSSR.

SUNDELIN, UNO, 1917. Fornsjöstudier inom Svartåns vattenområden. — Sver. Geol. Unders. Ser. Ca, N:o 16.

—»— 1919. Über die spätquartäre Geschichte der Küstengegenden Östergötlands und Smålands. — Bull. of the Geol. Instit. of Upsala. Vol. XVI.

SZAFER, W., 1925. Über den Charakter der Flora und des Klimas der letzten Interglazialzeit bei Grodno in Polen. — Bull. de l'Acad. Polonaise des Sciences et des Lettres. Série B.

—»— 1928. Entwurf einer Stratigraphie des polnischen Diluviums auf floristischer Grundlage. — Jahrb. der Poln. Geol. Ges. V.

—»— 1931. The Oldest Interglacial in Poland. — Ibid.

TRAIL, J. W. H., 1898—1906. Topographical Botany of Scotland. — Ann. Scot. Nat. Hist.

WARMING, E. und GRAEBNER, P., 1933. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. — Berlin (S. 605).

WATSON, H. C., 1884. Topographical Botany. — London.

WEATHERBY, V. A., 1919. Long Pond. — Rhodora.

WEBER, C. A., 1895. Ueber das Diluvium von Honerdingen bei Walsrode. — Neues Jahrb. f. Mineral., Geologie und Palaeontologie. II.

—»— 1896. Ueber die fossile Flora von Honerdingen und das nordwestdeutsche Diluvium. — Abh. Naturw. Verein Bremen. 13 (S. 462).

—»— 1902. Versuch eines Ueberblicks über die Vegetation der Diluvialzeit in den mittleren Regionen Europas. — Annuaire Géolog. et Mineral. de la Russie. (Auch in: Naturw. Wochenschrift. Berlin 1900).

WIEGERS, FRITZ, 1929. Über Gliederung und Alter des Magdeburger Diluviums und die Zahl der Eiszeiten in Norddeutschland. — Jahrb. Preuss. Geol. Landesanstalt. 50.

WITTING, ROLF, 1945. Landhöjningen utmed Baltiska havet under åren 1898—1927. — Fennia 68.

YOUNG, WILLIAM, 1936. The Flowering Plants and Ferns from Fife and Kinross. — Trans. and Proc. Bot. Soc. of Edinburgh. 32.

ACTA BOTANICA FENNICA 44
EDIDIT
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

VORSCHLAG ZU EINER ÖKOLOGISCHEN GRUNDEINTEILUNG DER HYDROPHYTEN

VON

HANS LUTHER

HELSINGFORSIAE 1949

HELSINGFORS
1949
DRUCK VON A.-G. TILGMANN

Während der Durchführung einer Arbeit über die Wasservegetation und ihre Ökologie in einem Brackwassergebiet fand ich, dass die ökologische Terminologie in Bezug auf die Wasserpflanzen mangelhaft und teilweise weniger folgerecht oder strittig ist. Ich habe deshalb versucht den Grundriss zu einem autökologischen Lebensformsystem der Wasserpflanzen zusammenzustellen. In der Behandlung wird nicht ein vollständiges Referat der einschlägigen Literatur erstrebt. Eine etwas vollständigere Behandlung der Frage, wobei die limnologische und marinbiologische Literatur ausführlicher berücksichtigt wird, hoffe ich später veröffentlichen zu können.

Für Ratschläge in Bezug auf die Ableitung der neugebildeten Namen aus dem Griechischen bin ich Herrn Lektor EINAR PONTÁN, für die sprachliche Durchsicht des Manuskripts meinem Vater, Prof. Dr ALEX. LUTHER vielen Dank schuldig.

Wenn man es versucht, aus der Unmenge der aufgestellten verschiedenartigen Lebensformsysteme der Pflanzen (im Sinne von DU RIETZ 1931b, S. 43) eine für die autökologische Behandlung der Wasservegetation geeignete Terminologie auszusuchen, so wird man bald finden, dass dieses nicht vollständig gelingt. Die Grundformen(»main life form»)-Systeme (DU RIETZ 1931b, S. 44) leisten hierbei wenig Hilfe, sie sind dagegen von »an obvious importance for the characterization of vegetation physiognomy» (a.a.O., S. 43). Die ökologischen Klassen WARMINGS (1909, S. 136), von CLEMENTS (1920, S. 65; nicht aber 1902, S. 16) als »habitat-forms» bezeichnet, bieten dagegen einen Ausgangspunkt. Das System WARMINGS erhielt 1923 (S. 134) seine endgültige Form. Andere Systeme weisen aber auch eine wenigstens teilweise gleichartige Einteilung auf. Dass die Systeme eben in Bezug auf die Wasserpflanzen unbefriedigend sind kann auf zwei Umstände zurückgeführt werden.

Erstens sind die meisten Aufsteller der Systeme entweder vorwiegend mit Landpflanzen beschäftigt gewesen, oder waren sie Limnologen, deren biologisches Hauptinteresse oft dem Plankton, also nur einem Teil der Organismenwelt des Wassers gewidmet war. Als Beispiel mag erwähnt werden, dass in der Limnologischen Terminologie NAUMANNS (1931) das

Wort Plankton über 3 Seiten einnimmt, das Wort Benthos dagegen 5 Zeilen!

Zweitens bestand bei den Wasserpflanzenuntersuchungen oft kein Anlass die grossen ökologischen Einheiten mit eigenen Namen zu bezeichnen, weil nur Teile der Vegetation Gegenstand der Untersuchung waren. Teils müssen für verschiedene Teile der Wasservegetation verschiedene Untersuchungsmethoden verwandt werden, wodurch die Übersicht des Ganzen leicht verloren geht. Teils spielen in verschiedenen Verhältnissen verschiedene Gruppen der Wassergewächse die Hauptrolle, während dann andere Gruppen oft fast bedeutungslos sind. So hebt z.B. SCHIMPER (1898, S. 819) hervor, dass die Benthosvegetation des Meeres ganz vorwiegend aus Lithophyten besteht, diejenige der süssen Gewässer mehr aus Schlammbewohnern. Im brackischen Wasser überschneiden sich die Grenzen dieser Bereiche. Wenn auch beide Elemente an Artenzahl eingebüsst haben, so sind sie beide doch noch von recht grosser physiognomischer Bedeutung. Dazu ist aber hier auch das lose wachsende Pleuston vielerorts von Bedeutung.

Der Einzelorganismus ist Forschungsgegenstand der Autökologie, die autökologische Terminologie muss sich deshalb, um wirklich brauchbar zu sein, auf den Einzelorganismus beziehen. Diese Forderung wird durch den Typus der auf *-phyt* endigenden Namen erfüllt. Womöglich sollen die Namen auch den nicht initiierten Fingerzeige auf ihre Bedeutung geben. Sammelbezeichnungen für alle zu einer autökologischen Gruppe gehörende Organismen sind recht selten nötig und können dann eigens aus den auf die Einzelorganismen bezogenen Namen gebildet werden. Schwerfällige Sammelnamen, wie z. B. das Heterephaptomenon von GAMS (1918, S. 347), sollten am liebsten vermieden werden.

In der autökologischen Terminologie dürfen natürlich nicht Namen von Pflanzengesellschaften in unveränderter Form aufgenommen werden. In Bezug auf die Wasserpflanzen ist dieses aber geschehen. GAMS (1918) bezeichnet als Plankton und Pleuston sowohl »Lebensformen des gesamten Pflanzen- und Tierreichs» (S. 341, 355) wie »Hauptisocoenosen» (S. 472); in Bezug auf die Wasserpflanzen befolgt er 1925 (S. 713) dieselbe Einteilung. Bei WARMING (1923, S. 134) kommen Plankton, Pleuston und Benthos (es hätte hier jedenfalls Phytoplankton u. s. w. sein müssen) als Namen der zu den Hydatophyten hörenden Lebensformklassen vor. Der Name Megaplankton wurde von WARMING u. a. 1917 (S. 30) auf eine Vegetationsformation bezogen, 1923 aber auf eine Lebensformklasse. BRAUN-BLANQUET (1928, S. 249) nimmt Phyto-Plankton als Lebensformklasse auf. NAUMANN (1931, S. 308) erwähnt unter Hinweis auf GAMS und WARMING u. a. Plankton, Benthos und Pleuston als Lebensformen, die beiden ersteren daneben auch richtig als Organismenformationen (S. 55, 439). Unter Pleuston (= Makropleuston[1]) als Lebensform weist er (S. 308) auf WARMING & GRAEBNER (1918) hin, die aber das Wort nur als Namen einer Pflanzenformation erwähnen. RÜBEL (1930, S. 29) hat in seiner Wiedergabe der Einteilung BRAUN-BLANQUETs bemerkt, dass die der Gesellschaft Phyto-Plankton entsprechende Lebensform Planktophyten heissen muss (s. auch SCHRÖTER 1896, S. 10). IVERSEN (1936, S. 55) zitiert WARMINGs (1923) Mega-Plankton als »Makroplanktonten»[2], er hat also den Fehler bemerkt, nicht aber den Gedankengang weiter verfolgt. Ein Phytoplankter ist ein Individuum des Planktons, welches deshalb nicht ein Planktophyt zu sein braucht, ebenso wie eine in einer Dünenvegetation befindliche Pflanze nicht ohne weiteres ein Psammophyt ist.

Der *Hydrophyten*begriff wurde von SCHOUW (1822, S. 132) eingeführt. *Unter Hydrophyten werden in der vorliegenden Arbeit für Wasserleben angepasste Pflanzen bezeichnet, die gänzlich untergetaucht leben oder nur mit Schwimmblättern oder/und Blütenständen über das Wasser ragen.*

Nach WARMING (1908, S. 56) können die Wasserpflanzen ökologisch am besten auf Grund der edaphischen Verhältnisse eingeteilt werden. Er stellt 3 Gruppen auf:

a. Die frei schwebenden und schwimmenden
b. Die an Steinboden haftenden
c. Die auf losem Boden wachsenden.

Später hat WARMING (1923, S. 134) die Gruppen b und c als eine Hauptgruppe (»Benthos») vereinigt. Die 3-Teilung wird aber von GAMS (1918, S. 334) und BRAUN-BLANQUET (1928, s. 250) aufrechterhalten. GAMS teilt die gesamte Organismenwelt nach den Lebensorten in 3 Gruppen ein:

I. Der haftende = adnate Typus = das Ephaptomenon
II. Der wurzelnde = radicante typus = das Rhizumenon
III. Der freie = errante Typus = das Planomenon.

BRAUN-BLANQUET erwähnt das Phyto-Plankton als eine mit den Hydrophyten ebenbürtige Lebensformklasse. Die Hydrophyten teilt er in a: Wasserschwimmer, Hydrophyta natantia, b: Wasserhafter, Hydrophyta adnata, und c: Wasserwurzler, Hydrophyta radicantia ein. Die Dreiteilung von GAMS soll hier als Grundeinteilung dienen.

WARMING teilte 1895 (S. 118) die Benthosvegetation nach der Bodenbeschaffenheit (»Felsenboden, loser Boden») folgendermassen ein[1]: »Die lithophile (steinliebende) und die psammophile (sandliebende) oder die pelophile (schlammliebende)». Für eine sich unmittelbar an der Fels- oder Steinoberfläche befestigende Pflanze hat SCHIMPER[2] (1898) den Namen *Lithophyt*, sowohl für Land- (S. 193) wie für Wasserpflanzen (S. 823) eingeführt. DIELS (1912, S. 507) hat die Land-Lithophyten in *Epilithen* = Epilithophyten und *Endolithen* = Endolithophyten eingeteilt, auch für die Wasser-Lithophyten wurde diese Einteilung in Brauch genommen (z. B. WARMING 1923, S. 135).

---

[1] Der Hinweis NAUMANNS wird bei dem synonymen Wort Makropleuston gemacht. WARMING & GRAEBNER erwähnen aber nicht diesen Namen, wohl aber Mega- und Makroplankton. NAUMANNS Hinweis gehört also zu diesen von ihm auch erwähnten Namen. Das Wort Makropleuston wurde von GAMS (1918, S. 341) gebildet.

[2] statt Megaphytoplankter (vgl. BURCKHARDT 1920, S. 192).

Die steinliebenden Hydrophyten wurden von WARMING (1895, S. 119) auch Nereiden genannt. Diese Bezeichnung passt gut in ein physiognomisches Grundformensystem, nicht aber im hier vorliegenden Falle. GAMS (1918, S. 341) rechnet zu den Nereiden alle Organismen vom haftenden Typus, also auch die sessilen Tiere. Eine solche Abgrenzung des Nereidenbegriffes muss aber unbedingt verworfen werden, da in der Zoologie dauernd eine Verwechslung mit der Annelidengruppe *Nereidae* stattfinden würde.

Den lithophilen Wasserpflanzen WARMINGS (1895) gegenüber steht die andere, von ihm nicht benannte Gruppe, die die beiden, oft schwer auseinanderzuhaltenden Begriffe psammophil und pelophil umfasst. Obwohl diese Gruppe meistens erkannt wurde, ist sie sehr oft nur durch Ausdrücke wie (SCHIMPER & v. FABER 1935) »Schlammbewohner», »im Boden gewurzelt», »auf weichem Untergrund», »auf losem Boden» bezeichnet.

In seinem Entwurf einer systematischen Ordnung der ökologischen Grundformen[3] hat WARMING (1923, S. 134) die Klassen Hapto-Benthos und Rhizo-Benthos aufgestellt. Diese Namen müssen gegen andere umgetauscht werden. Es empfiehlt sich, in Konformität mit der übrigen Nomenklatur WARMINGS auf -phyt endigende Namen zu wählen. Dazu sollen die Namen am liebsten bei der Einteilung der Landpflanzen nach den selben Prinzipien verwendbar sein, wobei ein Zusatz von *Hydro-* und *Aero-* nötigenfalls anzeigen kann, ob es sich um Wasser- oder Landpflanzen handelt. Der pflanzliche Anteil des haftenden, adnaten Types von GAMS kann *Haptophyten* genannt werden. *Ein Haptophyt ist also eine Pflanze, die sich dem Substrat angepresst hat, oder gänzlich in dasselbe eingesenkt ist.* Die *Hydrohaptophyten* umfassen WARMINGS Klassen Hapto-Benthos und Endo-Benthos, die *Aerohaptophyten* einen Teil der Atmophyten WARMINGS und einen Teil seiner Allotrophen. Nur die *Hydroephaptophyten* (= WARMINGS (1923) Hapto-Benthos und BRAUN-BLANQUETS Wasserhafter) sind hier von Interesse. Diese Gruppe umfasst nicht nur die Epilithen sondern auch die sich an Holz, Muschelschalen und anderen festen Gegenständen befestigenden Pflanzen sowie die Epiphyten.

---

[1] Orig. dänisch.

[2] DAUBENMIRE (1947, S. 6) erwähnt WARMING als Einführer der Begriffe Oxylophyt, Halophyt, Psammophyt, Lithophyt und Chasmophyt. In der von DAUBENMIRE erwähnten Arbeit WARMINGS (1895) ist von diesen Begriffen nur Halophyt erwähnt, dazu aber noch lithophil und psammophil. SCHIMPER (1896) hat die Namen Lithophyt und Chasmophyt neu geschaffen, nennt aber auch den Begriff Psammophyt. Der Name Oxylophyt tritt 1909 (S. 136) bei WARMING auf, wird aber in der Form Oxylyphyt schon 1902 von CLEMENTS (S. 12) erwähnt. In Bezug auf die drei ersten Begriffe habe ich nicht versucht die »Priorität» festzustellen.

[3] auf dänisch.

Die sich mit Wurzeln, Grundachsen, Rhizoiden oder anderen von den Wassersprossen (bezw. Luftsprossen) abweichenden Organen in ± feinkörnigem Boden befestigenden Pflanzen sollen hier Rhizophyten genannt werden. Die *Aerorhizophyten* entsprechen den Chthonophyten WARMINGS (1923, S. 135, 144), deren Wasserversorgung nach ihm durch Aufnahme von terrestrischem Wasser des Bodens durch die Wurzeln geschieht. Da die Frage der Wasser- (und Nährsalz-) Versorgung der Hydrorhizophyten noch nicht geklärt ist (vgl. z. B. LOHAMMAR 1938, S. 197 u. ff.) finde ich es richtiger nicht von Hydrochthonophyten zu sprechen. Die *Hydrorhizophyten* entsprechen den Hydrokryptophyten von GAMS (1918, S. 352; nach RAUNKIAERS Einteilungssystem erhalten), der Klasse Rhizo-Benthos WARMINGS und den Wasserwurzlern von BRAUN-BLANQUET. In Wasservegetationsuntersuchungen dürfte der Rhizophytenbegriff eine recht grosse Verwendung finden können. Hier sind ja in der Benthosvegetation Lithophyten- und Rhizophytenstandorte vielerorts mosaikartig vermischt, wodurch sich die Bereiche der beiden Vegetationstypen in einander hineinschieben.

WARMING (1895, S. 126) teilt die Wasserpflanzen des losen Bodens in Enaliden und Limnäen. Wie der Nereidenbegriff passen auch diese Begriffe nicht hier, zumal da der Einteilungsgrund, in Salzwasser- und Süsswasserpflanzen, in einem Brackwassergebiet in ein anderes Einteilungssystem gehört.

GAMS (1925, S. 715) hat unter Hinweis auf MAGNIN (1904) die Limnäen und Enaliden unter dem Namen Limnophyten zusammengefasst. Die Limnophyten wären demgemäss mit den Rhizophyten identisch. In diesem Sinne gebraucht ist das Wort Limnophyt aber zu diffus. Der nicht initiierte Leser würde schwer verstehen, dass hier z. B. die Pleustophyten des Süsswassers ausgeschlossen sind, die Salzwasserrhizophyten (Enaliden) dagegen einbegriffen, er würde eher das Wort als Bezeichnung einer Süsswasserpflanze überhaupt auffassen. In diesem Sinne hat auch MAGNIN (1904) den Begriff erwähnt, an verschiedenen Stellen in wechselnder Bedeutung: auf S. 2 werden Helophyten und Pleustophyten einbegriffen, auf S. 132

sind sie ausgeschlossen, die Nereiden dagegen einbegriffen[1]. Der zu verwerfende Limnophytenbegriff von GAMS ist also *nicht* mit den Limnophyten MAGNINS identisch.

Für den Rhizophytenbegriff könnte man sich auch (als Gegensatz zu den Lithophyten) den Namen Pedophyt denken (vgl. Pedologie, Bodenkunde). Da aber derselbe Wortstamm schon früher in anderen Bedeutungen gebraucht wurde, ist dieses nicht zu empfehlen. GOLA (1910, S. 70) hat durch Kombination von Pedo- mit Hydrophyt, Helophyt, Mesophyt und Xerophyt eine Einteilung der Pflanzen nach dem osmotischen Druck der Bodenlösungen durchgeführt. Der Zusatz Pedo- bedeutet also bei GOLA nicht dass ein Teil der Hydrophyten gemeint wird, sondern dass die ganze Hydrophytengruppe nur in Hinsicht des osmotischen Druckes des Bodens — hier auch des umgebenden Wassers — geprüft wird. LAUTERBORN (1915, S. 397) hat die Begriffe Pedon und pedonisch für Organismen eingeführt, die an ein mehr oder weniger festes Substrat (an den Boden, an die Pflanzen) gebunden sind. Er will Pedon an der Stelle des nach ihm weniger sinngemässen Ausdruckes Benthos (»der ja nichts weiteres als »Tiefe» bedeutet») setzen. Ein Pedophytenbegriff im Sinne LAUTERBORNS würde also sowohl die Haptophyten wie die Rhizophyten umfassen.

Die Pflanzen des dritten, erranten Types von GAMS nennt WARMING (1923, S. 134) *Planophyten*, ein Name der dem Planomenon von Gams gut entspricht. Die weitere Einteilung der Planophyten erfolgt am besten noch nach dem selben leitenden Gesichtspunkt wie die Haupteinteilung der Hydrophyten: das Verhalten zum Boden. So empfiehlt es sich die vom Ufer völlig unabhängigen Schwebepflanzen von denen, die — zufällige Ausnahmen natürlich ausgeschlossen — an die Ufernähe und meistens auch an das Vorkommen anderer Wasservegetation gebunden sind, abzutrennen. *Die vom Ufer völlig unabhängigen Schwebepflanzen sind Planktophyten* (SCHRÖTER 1896, S. 10). *Die vom Ufer ± abhängigen Schwebe- und Schwimmpflanzen sollen hier Pleustophyten genannt werden.*

Die Begriffe Plankton und Pleuston wurden nicht immer richtig auseinandergehalten. HENSENS (1887, S. 1) ursprünglicher Planktonbegriff umfasste »alles was im Wasser treibt, einerlei ob hoch oder tief, ob tot oder lebendig». Später wurde das Tote vom Planktonbegriff abgeschieden, so dass das Plankton jetzt die Organismenformation des *freien* Wassers darstellt (z. B. NAUMANN 1931, S. 439). Der Begriff Pleuston wurde von SCHRÖTER[2] (SCHRÖTER 1896, S. 10; SCHRÖTER & KIRCHNER 1896, S. 14) eingeführt und umfasste ursprünglich »alle auf der Oberfläche des Wassers frei schwimmenden, mit Anpassungen an das Luftleben versehenen Pflanzen». Im zweiten Teil der selben Arbeit von SCHRÖTER & KIRCHNER (1902, S. 62, 76) hat SCHRÖTER aber unter dem Pleuston auch die submersen, freilebenden Pflanzen einbezogen: »*alles* . . . was nicht Bodenflora und nicht Plankton ist, also auch die *submers* freilebenden Algen und Phanerogamen der Littoralzone». SCHRÖTER erwähnt noch, dass sein Pleuston in dieser Fassung vollständig den »Hydrochariten» WARMINGS (1896, S. 137) entspricht. Auch WARMING hebt hervor, dass diese Vereinsklasse an das Litoral gebunden ist. Er führt[1] auch lose wachsende Moose (»*Amblystegium giganteum* u. a.») hierher, später (1909, S. 164) dazu noch »floating *Sphagnum*». Die obige Trennung in Planktophyten und Pleustophyten ist also nach dem selben Gesichtspunkt geschehen, nach dem SCHRÖTER 1902 seinen erweiterten Pleustonbegriff vom Plankton trennte (s. auch MAGNIN 1904, S. 133; GAMS 1925, S. 719).

---

[1] GAMS (1925, S. 714) nennt »Limnophyten (Magnin)» auch als synonym mit dem Nereidenbegriff.

[2] nicht von KIRCHNER, wie WARMING angibt.

SCHRÖTER nannte 1896 (S. 15) die Gruppe der untergetauchten, im Wasser schwebenden Blütenpflanzen Makroplankton. Er erwähnte aber gleichzeitig, dass sie stets in der Uferzone vorkommen, weshalb er sie 1902 vom Plankton abschied und zum Pleuston führte. Bei WARMING (1909, S. 164) wird als Name der »Hydrocharid-formation or Pleuston» der Begriff »Megaplankton» herangezogen, bei WARMING & GRAEBNER (1918, S. 471; 1933, S. 548) wird die Gruppe »Formation des Megaplankton oder Makroplankton» genannt. Die Umgrenzung der Hydrochariten-Gruppe ist hier unverändert. Wie aus der Schilderung hervorgeht, kommt die Formation »an Ufern . . . an Stellen mit Schutz gegen Wellenschlag, z. B. zwischen Sumpfpflanzen» vor. Alle als Beispiele genannte Pflanzen sind streng an die Litoralzone gebunden (vgl. BAUMANN 1911, S. 483). Geraten Schwebepflanzen dieser Formation in offenes Wasser hinaus, so sinken sie zu Boden. Sie sind also keineswegs Planktophyten. WESENBERG-LUND (1917, S. 65) lehnt auch Megaplankton als Name der Hydrochariten ab, da die hierher gehörigen Arten als Regel nicht in der pelagischen Region vorkommen, sie sind nach ihm überwiegend oder ausschliesslich Litoralformen, die entweder an der Oberfläche schwimmen oder mit den vermodernden Teilen auf dem Boden ruhen. NAUMANN (1931, S. 308) nennt Mega- und Makroplankton als Synonyme von Pleuston, er hält die beiden Namen für »ganz unzweckmässige Bezeichnungen, die nur Missverständnisse verursachen können und die deshalb zu verwerfen sind». In Bezug auf das Süsswasser muss ich ihm beistimmen. Auch IVERSEN (1936, S. 55) erwähnt, dass im Süsswasser keine »Makroplanktonten» existieren.

---

[1] Die von WARMING (1896, S. 137) mit Zögern hierher geführten Pflanzen mit sich frei in der Luft erhebenden Vegetationsorganen (*Pontederia*-Typus) sind aber nicht mehr echte Hydrophyten, sondern Helophyten (siehe S. 12).

Warming & Graebner (1918, S. 373) nehmen aber auch eine »Formation des Halo-Megaplankton (die *Sargassum*assoziation)» auf. Diese Formation ist *wirklich pelagisch* und muss demgemäss dem Plankton zugerechnet werden. Man könnte den Einwand machen, dass die *Sargassum*-Arten ja Lithophyten, also von der Uferzone abhängig sind. Die losen, treibenden Algen wachsen aber noch weiter und zeigen u. a. eine andersartige Verzweigung als die festhaftenden (z. B. Schiller 1909, S. 65; Warming & Graebner 1918, S. 373), weshalb es berechtigt ist, sie einer anderen Lebensform zuzuweisen. Wie Gams (1918, S. 334) hervorhebt kann eine Art natürlich während verschiedener Entwicklungsstadien zu verschiedenen Lebensformklassen gehören.

In seinem Lebensformsystem nimmt Warming (1923, S. 134) neben der Klasse Mikro-Plankton als gesonderte Klassen Mega-Plankton und Pleuston auf. Diesmal rechnet er, der älteren Definition Schröters folgend, nur die an der Oberfläche schwimmenden Pflanzen zur Klasse Pleuston. Die übrigen Hydrochariten und das Halo-Megaplankton führt er zur Klasse Mega-Plankton, die hierdurch allzu heterogen wird. Rübel (1930, S. 305) teilt wiederum das Phyto-Pleuston in »Limno-Pleuston» und »Halopleuston, Sargassetum natantis». Die letztere Gesellschaft ist mit dem (Halo-)Megaplankton identisch (vgl. auch Gams 1925, S. 714). Auch u. a. Du Rietz (1930, S. 393) rechnet, neben den zufällig losgerissenen Grossalgen (z. B. *Fucus*), die dauernd freischwimmenden Grossalgensynusien (*Sargassum*) zu einer marinen Pleustonschicht. Schimper & v. Faber (1935) erwähnen weder Pleuston noch Megaplankton. Sie rechnen aber (S. 1510), wie Schimper (1898, S. 818, 852), den *Hydrocharis*-Typus zum Hemiplankton (bei ihnen, S. 1432, = die schwebenden und schwimmenden Gewächse der Flachgewässer[1]). Das von Lippmaa (1936, S. 182) erwähnte, lose *Enteromorpha intestinalis* und *Monostroma balticum* umfassende Halomegaplankton ist keinesfalls pelagisch, es gehört zum Pleuston.

Die Lebensformklasse Pleuston bei Gams (1918, S. 356) umfasst ausser den Pleustophyten auch die pelagischen Halo-Megaplankton-Pflanzen Warmings & Graebners, dazu aber auch ein »Zoo- oder Phago-Pleuston». Auch z. B. Utermöhl (bei Thienemann 1925, S. 161) und Remane (1940, S. 42) sprechen von tierischem Pleuston. Wie die beiden letzteren hervorheben, ist dieses »Zoo-Pleuston» rein marin und *pelagisch* (u. a. die Siphonophoren *Physalia* und *Velella*, die Schnecke *Janthina*), es darf also *nicht* zum Pleuston geführt werden.

Die Planktophyten können also in *Mikroplanktophyten* und *Mega-*

---

[1] Das Wort Hemiplankton hat bei Schimper also eine andere Bedeutung als bei Naumann (1931, S. 225): »periodische, temporäre Planktonorganismen».

planktophyten eingeteilt werden, wobei die letztere Gruppe *von der Uferzone im vorliegenden Entwicklungsstadium unabhängig lebende Gewebepflanzen* umfasst. Der Name Makroplankton soll hier lieber vermieden werden, da Zoologen ihn u. a. für Krebstiere des Planktons benutzt haben. In der ökologischen Terminologie muss natürlich immer danach gestrebt werden, dass die Nomenklatur der Botaniker und Zoologen einheitlich ist. Nur wenn dieses der Fall ist können wir eine brauchbare biozönologische Terminologie erzielen.

Die Abgrenzung der Pleustophyten gegen die Planktophyten ist somit recht klar, ebenso gegen die Haptophyten. In Bezug auf die Rhizophyten-Pleustophyten-Grenze zeigt die Definition der Rhizophyten das Trennungsmerkmal an. Die sich mit Wurzeln, Grundachsen, Rhizoiden oder anderen *von den Wassersprossen abweichenden Organen* befestigenden Pflanzen sind Rhizophyten. *Die an der Oberfläche schwimmenden, im Wasser schwebenden, am Boden lose liegenden oder im Schlamm ohne besonders ausgebildete Befestigungsorgane lose verankerten Pflanzen sollen hier Pleustophyten genannt werden.* So ist von den *Utricularia*-Arten *U. vulgaris* ein Pleustophyt und *U. intermedia* fast gänzlich ein Rhizophyt, *U. minor* nimmt eine Zwischenstellung ein (öfter Pleustophyt). SCHRÖTER (SCHRÖTER & KIRCHNER 1902, S. 62, 76) rechnet *Ceratophyllum demersum* zum Pleuston, die Art kann ja oft mit den untersten Blattquirlen im Schlamm verankert sein. Auch die losen, Migrationsformationen am Boden ausbildenden Kümmerformen von *Fucus vesiculosus* u. a. Algen sind Pleustophyten. WARMING & GRAEBNER (1918, S. 373) führen die auf dem Boden der südlichen Ostsee freiliegenden Kümmerformen von *Ascophyllum nodosum* zum Halo-Megaplankton. Während aber die *Sargassum*-Arten »echt pelagische Oberflächenalgen» sind, verliert *Ascophyllum* seine Blasen, sinkt zu Boden und ist folglich dann ein Pleustophyt.

Die Pleustophyten sollen hier in 3 Gruppen eingeteilt werden:

1. *Benthopleustophyten*[1]. *Pflanzen die am Boden liegen, ohne sich mit besonderen Befestigungsorganen zu befestigen.* Sie können von Wellenschlag und Wasserströmen leicht verfrachtet werden: Migrationsformationen ausbildende Algen (die epipythmenische Algenformation NAUMANNS (1925, S. 3) gehört hierher), lose lebende Wassermoose, oft auch Phanerogamen der folgenden Gruppe, besonders *Ceratophyllum*.

2. *Mesopleustophyten. Im Wasser zwischen Boden und Oberfläche »schwebende» Pflanzen, die sich meistens lose an bodenfesten Pflanzen anhaken:*

---

[1] Vom Worte Benthos wird hier in Zusammensetzungen die Form bentho- gebraucht: vom Stamme benthos (nicht von benthes, dem zweiten Stamme des Wortes, der von BURCKHARDT (1920, S. 192) irrtümlich als benthe erwähnt wird).

Zygnemaceen u. a. lose Algenwatten, *Utricularia vulgaris*, (*U. minor*), *Lemna trisulca*, *Ceratophyllum*.

3. *Akropleustophyten*[1]. *Die Assimilationsorgane schwimmen während der Vegetationsperiode an der Wasseroberfläche, ihre Oberseite ist für Luftleben angepasst*[2]*: Lemna minor*-Typus, *Hydrocharis*, *Salvinia*.

Für die Akropleustophyten wäre auch der Name Aeropleustophyten denkbar, da sie ja für ein teilweises Luftleben angepasst sind. Dieser Name steht aber in Widerspruch zu dem Bestreben die Vorsilbe Aero- für Landpflanzen zu reservieren. Als Aeropleustophyten könnten demnach eher z. B. die »Schneeläufer» der Hochgebirge (z. B. Braun 1913, S. 67; Du Rietz 1931 a, S. 31) bezeichnet werden. — In ähnlicher Weise wird ja von einem Aeroplankton gesprochen (z. B. Pettersson 1940, S. 10; Gislén 1948). — Das griechische Stammwort von Pleuston, *πλέω*, ist freilich recht streng an das Wasser gebunden (vgl. Schröter & Kirchner 1896, S. 14).

Du Rietz (1930, S. 391) teilt das Pleuston in Neustopleuston (an der Wasseroberfläche schwimmend, s. auch Thunmark 1931, S. 34) und Planktopleuston (submers). Da das submerse Pleuston, wie aus dem obigen zur genüge hervorgehen dürfte, von ± zufälligen Ausnahmen abgesehen nicht planktisch ist, sondern deutlich an das Vorhandensein einer Rhizophytenvegetation (Mesopleuston) oder an die Bodennähe (Bentopleuston) gebunden, ist die Bezeichnung Planktopleuston nicht dienlich. Auch Du Rietz gibt zu, dass sein Planktopleuston sich meistens kaum von der Elodeidenschicht abtrennen lässt. Die wirklich lose schwebenden Algenwatten können aber *Planktopleuston* genannt werden, meistens verankern sie sich aber früher oder später. Das Neuston wieder umfasst nach seinem Aufsteller Naumann (1917, S. 99) im Gegensatz zum Pleuston »nur diejenigen Mikroorganismen, die eine ganz besondere Anpassung für ein mehr oder minder andauerndes Leben in dem Oberflächenhäutchen selbst durchgemacht haben: sie sind somit echte Wasserorganismen». Da aber bei der Definition des Neustopleustons gerade die teilweise Anpassung für ein Leben *auf* der Wasseroberfläche — also ausserhalb des Wassers — herangezogen wird, ist der Neustonbegriff hier in anderer Weise begrenzt als bei Naumann 1917 (vgl. auch Naumann 1923, S. 224 u. 1924, S. 7). Ich ziehe es deshalb vor, in der obigen Dreiteilung nicht die etwas verwirrenden Bezeichnungen Planktopleuston und Neustopleuston aufzunehmen.

---

[1] von *ἄϰϱος*, das äusserste, oberste, höchste (z. B. Ilias XVI, 162 *ὕδωϱ ἄϰϱον*, das Oberflächenwasser einer Quelle).

[2] Hier schliessen sich als folgende Gruppe die Pflanzen vom *Pontederia*-Typus an, die ihre Assimilationsorgane in die Luft erheben (vgl. S. 9). Sie sind aber schon Helophyten, nicht Hydrophyten und können *Pleustohelophyten* genannt werden.

Das Pleuston kann natürlich in der obigen Einteilung entsprechender Weise in Benthopleuston, Mesopleuston und Akropleuston eingeteilt werden.

Schliesslich sei noch eine kurze Übersicht der hier befolgten Einteilung gegeben (die hier neugebildeten Namen sind *kursiv* gedruckt):

- *Haptophyten*
  - *Ephaptophyten* (»Hapto-Benthos», »Hydrophyta adnata, Wasserhafter»)
    - Epilithen (Nereiden)
    - Epiphyten
    - u. s. w.
  - *Endohaptophyten* (»Endo-Benthos»)
    - Endolithen
    - u. s. w.
- *Rhizophyten* (»Rhizo-Benthos», »Hydrophyta radicantia, Wasserwurzler»)
  - Psammophyten
  - Pelophyten
  - u. s. w.
- Planophyten
  - Planktophyten
    - Mikroplanktophyten
    - Megaplanktophyten (»Halo-Megaplankton»)
  - *Pleustophyten* (»Pleuston», »Hydrochariten»)
    - *Benthopleustophyten*
    - *Mesopleustophyten*
    - *Akropleustophyten*
- Helophyten
  - *Pleustohelophyten*
  - u. s. w.

Literatur.

BAUMANN, EUGEN 1911: Die Vegetation des Untersees (Bodensee). Arch. f. Hydrobiol., Suppl. **1**; S. 1—554, Taf. I—XV.

BRAUN, JOSIAS 1913: Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. Neue Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. **48**; S. I—VII, 1—348, Taf. I—IV.

BRAUN-BLANQUET, J. 1928: Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin.

BURCKHARDT, G. 1920: Zum Worte Plankton. Zeitschr. f. Hydrologie **1**; S. 190—192.

CLEMENTS, FREDERIC E. 1902: A System of Nomenclature for Phytogeography. Bot. Jahrb. f. Syst., Pfl.gesch. u. Pfl.geogr. **31**, Beibl. 70: S. 1—20.

—»— 1920: Plant Indicators. The Relation of Plant Communities to Process and Practice. Carnegie Inst. of Wash. Publ. **252**; S. I—XVI, 1—388.

DAUBENMIRE, R. F. 1947: Plants and Environment. New York.

DIELS, L. 1914: Die Algen-Vegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Ber. D. Bot. Ges. **32**; S. 502—526.

DU RIETZ, G. EINAR 1930: Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Emil Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 5; S. 293—480. Berlin—Wien.

—»— 1931 a: Studier över vinddriften på snöfält i de skandinaviska fjällen. Bot. Not. 1931; S. 31—44.

—»— 1931 b: Life-Forms of Terrestrial Flowering Plants. I. Acta Phytogeogr. Suec. **3**; S. 1—95.

GAMS, H. 1918: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich **63**: 3—4; S. 293—493.

—»— 1925: Die höhere Wasservegetation. Emil Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IX, Teil 2; S. 713—750. Berlin—Wien.

GISLÉN, TORSTEN 1948: Aerial plankton and its conditions of life. Biol. Rev. **23**; S. 109—126.

GOLA, G. 1910: Saggio di una teoria osmotica dell' edafismo. Annali di Bot. **8**: 3; als Sonderdruck S. 1—280.

HENSEN, V. 1887: Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. Ber Komm. z. wiss. Unters deutsch. Meere in Kiel **5**; S. 1—107.

IVERSEN, JOHS 1936: Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. S. 1—224. Diss. Kopenhagen.

LAUTERBORN, ROBERT 1915: Die sapropelische Lebewelt. Ein Beitrag zur Biologie des Faulschlammes natürlicher Gewässer. Verh. Naturh.-Med. Ver. Heidelberg N.F. **13**: 2; S. 395—481.

LIPPMAA, T. 1936: Meriheinast ja teistest Eesti rannikuvete taimedest. Eesti Loodus **4**: 5; S. 177—183. (Engl.abstr.: The vegetation of the Estonian sea-coast.)

LOHAMMAR, GUNNAR 1938: Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. Symb. Bot. Upsal. **3**: 1; S. 1—252.

MAGNIN, ANT. 1904: La végétation des lacs du Jura. Sect. II. Ann. Soc. Bot. Lyon **29**; S. 1—185.

NAUMANN, EINAR 1917: Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. II. Über das Neuston des Süsswassers. Biol. Zentralbl. **37**: 2; S. 98—106.

—»— 1923: See und Teich. Plankton und Neuston. Emil Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IX, Teil 2; S. 139—228. Berlin—Wien.

—»— 1924: Über einige neue Begriffe der Sestonkunde. Lunds Univ. Årsskr. N.F. Avd. 2, **20**: 3; S. 1—15.

—»— 1925: Untersuchungen über einige sub- und elitorale Algenassoziationen unserer Seen. Ark. f. Bot. **19**: 16; S. 1—30, Taf. 1—4.

—»— 1931: Limnologische Terminologie. Emil Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IX, Teil 8; S. 1—776. Berlin—Wien.

PETTERSSON, BROR 1940: Experimentelle Untersuchungen über die euanemochore Verbreitung der Sporenpflanzen. Acta Bot. Fenn. **25**; S. 1—102.

REMANE, A. 1940: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd I a; S. 1—238. Leipzig.

RÜBEL, EDUARD 1930: Pflanzengesellschaften der Erde. Bern—Berlin.

SCHILLER, J. 1909: Über Algentransport und Migrationsformationen im Meere. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **2**; S. 62—98.

SCHIMPER, A. F. W. 1898: Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. Jena.

—»— & V. FABER, F. C. 1935: Id. lib., 3. Aufl. I—II. Jena.

SCHOUW, JOAKIM FREDERIK 1822: Grundtraek til en almindelig Plantegeographie. Kjøbenhavn.

SCHRÖTER, C. 1896: Die Schwebeflora unserer Seen. **99**. Neujahrsblatt d. Naturf. Ges. Zürich auf das Jahr 1897; S. 1—61, 1 Taf.

—»— & KIRCHNER, O. 1896: Die Vegetation des Bodensees. [I.] Bodensee-Forschungen 9. Schr. d. Ver. f. Gesch. d. Bodensees u. seiner Umgeb. **25**, Suppl.; S. 1—122.

—»— & —»— 1902: Id. II. Ibid.; S. 1—86.

THIENEMANN, AUGUST 1925: Die Binnengewässer Mitteleuropas. Die Binnengewässer I. Stuttgart.

THUNMARK, SVEN 1931: Der See Fiolen und seine Vegetation. Acta Phytogeogr. Suec. **2**; S. I—VII, 1—198.

WARMING, EUG. 1895: Plantesamfund. Grundtraek af den økologiske Plantegeografi. Kjøbenhavn.

—»— 1896: Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. [1. Aufl.] Berlin.

—»— 1908: Om Planterigets Livsformer. Festskr. udg. af Kjøbenh. Univ. 3. 6. 1908; S. 1—86. Kjøbenhavn.

—»— 1909: Oecology of Plants. Oxford.

—»— 1917: Økologiens Grundenheder. Bot. Tidskr. **36**; S. 25—31.

—»— 1923: Økologiens Grundformer. Udkast til en systematisk Ordning. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Naturv. og Math. Afd., 8 Raekke **4**: 2; S. 121—187.

—»— & GRAEBNER, P. 1918: Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin.

—»— —»— 1933: Id. lib., 4. Aufl. Berlin.

WESENBERG-LUND, C. 1917: Furesøstudier. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Naturv. & Math. Afd., 8. Raekke **3**: 1; S. 1—208.